

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta  
katedra botaniky



Vliv lokální pokryvnosti dřevinného patra na bylinnou vegetaci na  
malé prostorové škále

Influence of local woody species coverage on herb vegetation on a  
small spatial scale

Diplomová práce

září 2010

Miloš Kubát

vedoucí diplomové práce: Mgr. Jaroslav Vojta Ph.D.



Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně, a to pouze s použitím citované literatury.

.....

Miloš Kubát

## Poděkování

Velký Dík patří mým rodičům, za všechno, co pro mě udělali.

Vděčný jsem mému školiteli Mgr. Jaroslavu Vojtovi za zprostředkování krásy Doupovských hor, a za všechnen čas, který mi věnoval. Děkuji rovněž Mgr. Josefu Brůnovi, výsledky jehož práce jsem použil pro část statistických analýz, a prof. Tomáši Herbenovi za zasvěcení do programu Canoco a další cenné rady, které mi usnadnily sepsání této práce.

## Obsah

<b>Obsah</b> .....	1
<b>Seznam tabulek a obrázků</b> .....	4
<b>Český abstrakt</b> .....	8
<b>English abstract</b> .....	9
<b>1. Úvod</b> .....	11
1.1. Lokální expanze dřevin v polopřirozených trávnicích.....	11
1.2. Vliv dřevin na podmínky prostředí na stanovišti.....	12
1.3. Parametry bylinného patra.....	16
1.4. Vliv pokryvnosti dřevin na počet bylinných druhů.....	16
1.5. Dřeviny jako činitelé heterogenity v bylinné vegetaci.....	18
1.6. Výzkumné otázky.....	19
<b>2. Metodika</b> .....	20
2.1. Lokalita.....	20
2.2. Vegetace na lokalitě.....	20
2.3. Struktura dat.....	23
2.4. Proměnné vztahující se k jednotlivým fyt. snímkům.....	26
2.5. Proměnné vztahující se k trojicím.....	27
2.6. Transformace proměnných.....	37
2.7. Parametry bylinné vegetace.....	39
2.8. Transformace parametrů bylinné vegetace.....	40
2.9. Mnohorozměrné analýzy.....	41
2.10. Jednorozměrné analýzy.....	44
2.11. Vztahy mezi proměnnými prostředí.....	46
2.12. Vztahy mezi parametry vegetace.....	46

<b>3. Výsledky.....</b>	<b>49</b>
3.1. Variabilita bylinné vegetace na lokalitě.....	49
3.2. Vnitřní variabilita bylinné vegetace trojic.....	51
3.3. Vliv lokální pokryvnosti dřevinného patra na počet druhů ve snímku.....	51
3.4. Vliv lokální pokryvnosti dřevinného patra na vyváženost abundancí druhů.....	53
3.5. Hledání proměnných prostředí ovlivňujících počet bylinných druhů v trojici.....	54
3.6. Hledání proměnných prostředí ovlivňujících míru $\beta$ – diverzity bylinného patra.....	56
3.7. Vliv variačního koeficientu lokální pokryvnosti dřevinného patra v trojici na míru $\beta$ –diverzity bylinné vegetace v trojici.....	57
3.8. Vliv variačního koeficientu lokální pokryvnosti dřevinného patra v trojici na počet druhů v trojici .....	58
3.9. Vliv lokální pokryvnosti dřevinného patra na složení bylinné vegetace ..	59
3.10. Vliv proměnných prostředí na složení bylinného patra.....	64
3.11. Variabilita vegetace podle kategorie lokální pokryvnosti dřevinného patra v trojici.....	65
3.12. Srovnání heterogenity bylinného patra mezi kategoriemi trojic podle lokální pokryvnosti dřevinného patra .....	69
<b>4. Diskuse.....</b>	<b>70</b>
4.1. Variabilita bylinné vegetace fytocenologických snímků.....	70
4.2. Vliv testovaných podmínek prostředí na bylinnou vegetaci.....	70
4.3. Vliv lokální pokryvnosti dřevinného patra na bylinné patro na malé škále.....	71
4.4. Vliv lokální pokryvnosti dřevinného patra na $\beta$ – diverzitu bylinného patra .....	72
4.5. Budoucí vývoj bylinné vegetace na lokalitě.....	74
<b>5. Závěr.....</b>	<b>76</b>

<b>6. Reference.....</b>	<b>78</b>
6.1. Použitá literatura.....	78
6.2. Použitý software.....	83

## Seznam tabulek a obrázků

### Obrázky

Obr.1. Fotografie druhově bohaté vegetace bezlesí v okolí Tocova.....	21
Obr.2. Fotografie vegetace středně hustých porostů rodu <i>Crataegus</i> .....	22
Obr.3. Fotografie podrostu hustých křovin.....	22
Obr.4. Ortofotomapa výzkumné lokality s vyznačenými trojicemi.....	24
Obr.5. Schéma situace fytocenologických snímků v trojici.....	25
Obr.6. Frekvenční histogram hodnot LPDP.....	27
Obr.7. Diagram četností bodů podle <i>past land use</i> .....	28
Obr. 8. Diagram četností bodů podle přítomnosti travinného společenstva v minulosti.....	29
Obr.9. Diagram počtu trojic v jednotlivých kategoriích.....	30
Obr.10. Frekvenční histogram vzdálenosti trojic od historického lesa.....	31
Obr.11. Frekvenční histogram vzdálenosti trojic od historické pastviny.....	32
Obr.12. Frekvenční histogram podílu plochy blízkého lesa pro trojice.....	32
Obr.13. Frekvenční histogram podílu plochy blízké pastviny pro trojice.....	33
Obr.14. Frekvenční histogram nadmořské výšky trojic.....	33
Obr.15. Frekvenční histogram indexu vlhkosti stanoviště u trojic .....	34
Obr.16. Frekvenční histogram indexu tepelného příkonu stanoviště u trojic..	34
Obr.17. Fotografie ukázky vysoké variability LPDP v řídkých křovinách.....	35
Obr.18. Frekvenční histogram LPDP v trojicích.....	36
Obr.19. Frekvenční histogram hodnot variačního koeficientu lokální pokryvnosti dřevinného patra v trojicích.....	37
Obr.20. Frekvenční histogram hodnot indexu tepelného příkonu stanoviště po transformaci.....	38

## Obsah

Obr.21. Frekvenční histogram počtu bylinných druhů ve snímcích.....	39
Obr.22. Frekvenční histogram vyváženosti abundancí bylinných druhů ve snímcích.....	39
Obr.23. Frekvenční histogram počtu druhů v trojicích.....	40
Obr.24. Frekvenční histogram Sørensenova indexu v trojicích.....	40
Obr.25. Frekvenční histogram vyváženosti abundancí bylinných druhů v trojicích.....	41
Obr.26. Graf vyjadřující vztah mezi počtem druhů a vyváženosti abundancí bylinných druhů ve snímcích.....	46
Obr.27. Graf vyjadřující vztah mezi počtem druhů a hodnotou Sørensenova indexu v trojici.....	47
Obr.28. Krabicové diagramy hodnot variačního koeficientu LPDP v kategoriích trojic.....	48
Obr.29. Grafický výstup DCA analýzy variability bylinné vegetace na lokalitě.	50
Obr.30. Grafický výstup DCA analýzy vnitřní variability bylinné vegetace uvnitř trojic.....	51
Obr.31. Krabicové diagramy počtu bylinných druhů ve snímcích jednotlivých kategorií.....	52
Obr.32. Krabicové diagramy hodnoty vyváženosti abundancí bylinných druhů ve snímcích u jednotlivých kategorií.....	53
Obr.33. Krabicové diagramy počtu bylinných druhů v celých trojicích.....	55
Obr.34. Krabicové diagramy hodnot Sørensenova indexu v trojicích.....	56
Obr.35. Graf regresní závislosti hodnot Sørensenova indexu na variačním koeficientu LPDP v trojicích.....	57
Obr.36. Graf regresní závislosti počtu druhů na variačním koeficientu LPDP v trojicích.....	58
Obr.37. Grafický výstup CCA analýzy vlivu LPDP na složení bylinného patra uvnitř trojic.....	60
Obr.38. Grafický výstup CCA analýzy vlivu LPDP na složení bylinného patra uvnitř trojic řídkých dřevin.....	62
Obr.39. Grafický výstup CCA analýzy vlivu LPDP na složení bylinného patra uvnitř trojic středně hustých dřevin.....	63
Obr.40. Grafický výstup CCA analýzy proměných prostředí na složení bylinné vegetace.....	64

## Obsah

Obr.41. Grafický výstup DCA analýzy snímků bezlesí.....	65
Obr.42. Grafický výstup DCA analýzy snímků řídkých křovin.....	66
Obr.43. Grafický výstup DCA analýzy snímků středně hustých křovin.....	67
Obr.44. Grafický výstup DCA analýzy snímků hustých křovin.....	68
Obr.45. Krabicové diagramy statistické vzdálenosti vegetace trojic od centroidu.....	69

## Tabulky

Tab.1. Počet snímků sebraných v jednotlivých sezonách.....	25
Tab.2. Přehled jednotlivých kategorií historického využití plochy a příslušný počet trojic.....	28
Tab.3. Počet trojic v kategoriích podle přítomnosti travinného společenstva v minulosti.....	29
Tab.4. Počet trojic podle období zarůstání.....	30
Tab.5. Přehled kategorií trojic podle aritmetického průměru LPDP příslušných snímků.....	36
Tab.6. Seznam všech proměnných prostředí .....	38
Tab.7. Seznam proměnných prostředí testovaných v mnohorozměrných analýzách.....	43
Tab.8. Seznam proměnných prostředí testovaných mnohonásobnou regresí..	45
Tab.9. Parametry regresní analýzy závislosti počtu druhů ve snímku a vyváženosti abundancí druhů.....	47
Tab.10. Parametry regresní analýzy závislosti počtu druhů v trojici a $\beta$ – diverzitou bylinné vegetace.....	47
Tab.11. Seznam kovariát použitých v analýzách.....	50
Tab.12. Parametry analýzy variance LPDP cat na počet druhů ve snímku.....	52
Tab.13. Popisné statistiky hodnot počtu druhů v jednotlivých kategoriích LPDP cat.....	52
Tab.14. Výsledek Tukey – Kramerova testu.....	53
Tab.15. Parametry analýzy variance LPDP cat na vyváženost abundancí druhů.....	53
Tab.16. Popisné statistiky vyváženosti abundancí druhů v jednotlivých kategoriích LPDP cat.....	54



## Obsah

Tab.17. Výsledek Tukey – Kramerova testu.....	54
Tab.18. Parametry mnohonásobné regresní analýzy vlivu proměnných prostředí na počet bylinných druhů v trojici.....	54
Tab.19. Popisné statistiky počtu druhů v kategoriích LPDPtroj cat.....	55
Tab.20. Výsledek Tukey – Kramerova testu.....	55
Tab.21. Parametry mnohonásobné regresní analýzy vlivu proměnných prostředí na míru $\beta$ - diverzity v trojici.....	56
Tab.22. Popisné statistiky hodnoty Sørensenova indexu v kategoriích LPDPtroj cat.....	57
Tab.23. Výsledek Tukey – Kramerova testu.....	57
Tab.24. Parametry regresní závislosti hodnoty Sørensenova indexu bylinné vegetace v trojici na variačním koeficientu LPDPtroj.....	58
Tab.25. Parametry regresní analýzy vlivu variačního koeficientu LPDP troj na počet druhů v trojici.....	58
Tab.26. Parametry CCA analýzy vlivu LPDP na složení bylinného patra na malé škále.....	60
Tab.27. Parametry CCA analýzy vlivu LPDP na složení bylinného patra na malé škále v jednotlivých kategoriích LPDPtroj cat.....	61
Tab.28. Parametry CCA analýzy vlivu proměnných prostředí na bylinné patro na úrovni mezi trojicemi.....	64
Tab.29. Parametry DCA analýzy bylinné vegetace bezlesí.....	65
Tab.30. Parametry DCA analýzy bylinné vegetace řídkých křovin.....	66
Tab.31. Parametry DCA analýzy bylinné vegetace středně hustých křovin.....	67
Tab.32. Parametry DCA analýzy bylinné vegetace hustých křovin.....	68
Tab.33. Výsledek analýzy multivariační homogenity disperzi skupin.....	69

## Český abstrakt

Tato práce se zabývá vlivem lokální pokryvnosti dřevinného patra na bylinnou vegetaci v podrostu. Během expanze dřevin do polopřirozených travnatých ekosystémů, kterou provází zvyšování pokryvnosti dřevinného patra, dochází změnám podmínek prostředí v podrostu, které vedou k lokální extinkci světlomilných bylinných druhů. Cílem této práce je zkoumat tento proces na malé prostorové škále.

Výzkum probíhal na lokalitě v okolí zaniklé obce Tocov v Doupovských horách, která je typickým příkladem opuštěné kulturní krajiny, kde dochází k expanzi dřevin do druhově bohatých travnatých společenstev. Zde bylo sebráno 399 fytocenologických snímků o velikosti 1x1 m. Tyto snímky jsou uspořádány v trojicích tvořících rovnostranný trojúhelník. U každého snímku byla zaznamenána lokální pokryvnost dřevinného patra, jejíž vliv na bylinnou vegetaci byl testován ve dvou velikostech pozorovacího okna. Jednotlivé snímky představují mikrostaniště, zatímco celé trojice snímků představují stanoviště, kde se již může projevit heterogenita v lokální pokryvnosti dřevinného patra ve složení bylinného patra.

Počet bylinných druhů v jednotlivých snímcích je nepřímo úměrný lokální pokryvnosti dřevinného patra, zatímco v celých trojicích během počátečních fází expanze dřevin nedochází k poklesu druhů, a pravděpodobně by na větších škálách rostl, takže by byla závislost počtu druhů bylin na lokální pokryvnosti dřevinného patra unimodální. Rapidní pokles počtu druhů, nastává až ve stádiu středně hustého porostu dřevin.

Kromě slabého vlivu indexu vlhkosti stanoviště na složení bylinného patra, nebyl prokázán vliv na bylinnou vegetaci u žádné z testovaných podmínek prostředí.

Pro lepší možnosti predikce dynamiky změn bylinné vegetace v travnatých společenstvech, která čelí expanzi dřevin, je žádoucí integrovat znalosti o procesech probíhajících během zarůstání uvnitř bylinného patra na malé prostorové škále se znalostí dynamiky expanze dřevin v krajině. Výsledkem pak mohou být modely umožňující předpovídat dynamiku extinkce hodnotných polopřirozených travinných společenstev v opuštěné krajině.

Klíčová slova: travinná společenstva, opuštěná krajina, expanze dřevin, lokální pokryvnost dřevinného patra, biodiverzita podrostu

## English abstract

This work aims on influence of local coverage of woody layer on understorey herbs. Expansion of woody species into semi-natural grassland ecosystems is accompanied by increase of local coverage of woody layer. This process leads to changes of environmental conditions in understorey, that is followed by extinction of heliophilous herb species. This work deals with this phenomenon on a small spatial scale.

The research took place near former village Tocov, situated in an abandoned landscape in Doupovské hory. This locality is typical example of woody species expansion into species rich grassland. Here, 399 phytocoenological relevés were collected. These relevés are ordered into triplets, that make triangles. There are local coverage of woody layer measured for each relevé. Impact of this variable was tested in two sizes of the observation window. Single relevés present microsites, while whole triplets present sites, where variability of local coverage of woody layer, leading to variability in herb layer, could be distinguished.

Number of herb species is linearly negatively correlated with local coverage of woody layer on a smaller scale of single relevés. In whole triplets, increase of local coverage of woody layer, during early stages of woody species expansion, doesn't lead to decrease of number of herb species. This number could probably increase on a larger spatial scale, and its dependence on local coverage of woody layer could be unimodal. Rapid decrease of number of herb species begins during stages of medium coverage of woody species.

There were no other environmental variables with significant influence on herb layer, except of weak influence of wetness index on composition of herb vegetation.

For better possibilities of prediction of herb vegetation in grassland facing expansion of woody species, integration of knowledge of processes inside the herb layer on a small spatial scale, and dynamics of woody species expansion itself, on a landscape scale. Useful models predicting dynamics of extinction of valuable and species rich grasslands could be a result.

keywords: grassland, abandoned landscape, woody species encroachment, local coverage of woody species, understorey biodiversity.

## 1. Úvod

### 1.1. Lokální expanze dřevin v polopřirozených trávnicích

Polopřirozené trávnicky jsou nejen ve střední Evropě jedněmi z nejohroženějších společenstev. Důvodem je jejich závislost na extenzivním způsobu hospodaření, od kterého se od druhé poloviny dvacátého století postupně upouští, což je známý fenomén tzv. opuštěné krajiny (Rook et al 2004). Po skončení lidské činnosti v těchto ekosystémech dochází k samovolné sukcesi, která je do té doby blokována. Sukcesi na opuštěných loukách, pastvinách a dalších travnatých společenstvech, ale také na opuštěných polích doprovází v podmínkách střední Evropy lokální expanze dřevin (Szabo, Prach 2009).

Expanze dřevin způsobuje několik procesů. Na krajinné úrovni je to fragmentace ploch bezlesí, která zahrnuje tři jevy a) zvyšování počtu ploch bezlesí, b) snižování jejich plochy, c) zvyšování izolovanosti ploch bezlesí (Fahring 2003). Na lokální úrovni jsou to činitelé změn v podmínkách prostředí, přímo působících na podobu bylinného patra v podrostu (Kuiters, Slim 2002). Tato diplomová práce se zabývá tímto vlivem dřevin na bylinnou vegetaci na lokální úrovni.

Původní, druhově často velmi bohaté bylinné patro extenzivně obhospodařovaných pastvin a luk po opuštění podléhá spontánní sukcesi. Během ní dochází ke změnám v bylinné vegetaci, které se odehrávají během prvních několika let po opuštění, tedy ještě před výraznou expanzí dřevin (Rejmánek, Rosén 1992). Na některých plochách travnatá společenstva odolávají expanzi dřevin již několik desetiletí a zarůstají dřevinami velmi pomalu (Brůna 2009). Podle Kestinga et al (2009) v takových případech již pravděpodobně nedochází k sukcesi, jako takové, uvnitř bylinného patra, ale pouze v návaznosti na změny podmínek prostředí související se zvyšující se pokryvností dřevinného patra.

Jednotlivá stanoviště mohou po různou dobu odolávat lokální expanzi dřevin, přičemž tato schopnost travnatého společenstva je nejvíce ovlivněna podmínkami prostředí a vlivem okolních dřevin (Brůna 2009). Na lokalitě, kde probíhal sběr dat pro tuto diplomovou práci, průkazně zvyšuje pravděpodobnost lokální expanze dřevin na stanovišti svažitost terénu, pravděpodobnost pak snižuje hodnota nadmořské výšky a

index tepelného příkonu stanoviště (*Heat Load Index* HLI), který souvisí s mírou oslunění stanoviště, což má vliv na intenzitu výsušnosti půdy a průměrnou teplotu na stanovišti. Na zkoumané lokalitě však větší vliv na pravděpodobnost zarůstání stanoviště, než proměnné prostředí, má hustota dřevin v okolí (Brůna 2009), znamená to, že i na plochách s malou variabilitou v hodnotách proměnných prostředí není prostorový *pattern* zarůstání dřevinami náhodný.

Na lokální úrovni dřeviny specifickým způsobem modifikují podmínky prostředí, jako například mikroklima v podrostu, půdní podmínky a jiné. To má přímý dopad na složení bylinného patra v podrostu, kdy jsou původní, světlo milné druhy bezlesí nahrazeny lemovými druhy křovin a okrajů lesů, až se nakonec pod hustým zápojem stromů anebo keřů nachází pouze druhy tolerující silné zastínění. Výsledkem tohoto procesu je vznik dynamicky se měnící mozaiky vegetace bylinného patra, kdy nejvýraznějším faktorem určujícím složení bylinného patra na malé škále, tzn. na úrovni několika metrů, je lokální pokryvnost dřevinného patra (Pihlgren, Lennartsson 2008).

### 1.2. Vliv dřevin na podmínky prostředí na stanovišti

Dřeviny svým výskytem ovlivňují podmínky prostředí v podrostu. Jedná se zejména o modifikace světelných poměrů, vodního režimu, půdních a mikroklimatických podmínek v podrostu, a dalších (Moro et al 1997, Facelli 2002). Intenzita tohoto ovlivnění se zvyšuje s ariditou klimatu daného prostředí. V silně aridních oblastech je proto prostorová variabilita ve vlhkostních a živinových poměrech půdy způsobená přítomností dřevin velmi vysoká (Wilson a Agnew 1992).

#### 1.2.1. Ovlivnění vodního režimu

Dřeviny výrazně zasahují do vodního režimu prostředí, a to několika způsoby. Účastní se spolu s bylinami kompetice o vodu jakožto zdroj, dále zabraňují dopadu srážkové vody na povrch půdy, mění prostorovou distribuci srážkové vody a další (Scholes, Archer 1997). Mohou však snížit evaporaci z půdy v podrostu a tak zmírňovat stres bylin z vysychání substrátu (Thurow et al 1987). Podobu vlivu dřevin na vodní režim na stanovišti určuje časování, frekvence a intenzita horizontálních a vertikálních srážek, dále morfologicko-fyziologické vlastnosti dřevinného druhu, jako např. způsob jeho

větvění, vlastnosti kůry a kořenového systému, opadavost, resp. neopadavost a jiné. (Hawort and Pherson 1995).

Přítomnost dřevin na lokalitě celkově snižuje množství srážkové vody dopadající na povrch bylinného patra, nebo půdy z důvodu evaporace z povrchu zápoje během srážek nebo krátce po nich. Ko a Reich (1993) uvádí o 5 až 50 % nižší objem srážkové vody dopadající na povrch podrostu pod hustým zápojem dřevin oproti plochám bez zápoje na téže lokalitě. Stok vody po kmenech dřevin, nebo po okraji koruny však může přisun srážkové vody na povrch bylinného patra nebo půdy lokálně zvýšit. Studie měřící vlhkost půdy na transektech začínajících od kmene stromu potvrzují nejvyšší vlhkost v blízkosti kmene a pod obvodem koruny a sušší místa v prostoru pod zápojem (Thurow et. al. 1987, Moro et al 1997). Na místech, kde se pod zápojem dřeviny tvoří vrstva opadu, dochází rovněž k evaporaci srážkové vody, aniž by došlo k jejímu kontaktu s povrchem půdy, zatímco infiltrace srážkové vody do půdy na místech s hustým bylinným zápojem je výrazně vyšší (Amundson et. al. 1995, Martin a Morton 1993).

Mezi jedinci dřevinného a bylinného patra dochází k asymetrické kompetici o vodu. Intenzita této kompetice může být různě velká, závisí především na charakteru a časovém rozdělení srážek a dále na geologických a edafických podmínkách (Dawson 1993). Zastínění podrostu a ochrana před větrem způsobené přítomností dřevin rovněž snižují evaporaci z půdy (Amundson et. al. 1995).

### 1.2.2. Změna živinových poměrů na stanovišti

Opadavé i neopadavé dřeviny obecně zvyšují zásobu živin, zejména rostlinami využitelných anorganických sloučenin uhlíku, dusíku a fosforu, v prostoru pod zápojem a intenzitu jejich toků v ekosystému (Padien, Lajtha 1992). Míra obohacení půdy živinami v prostoru pod zápojem závisí na konkrétním druhu dřeviny (Barth et. al. 1978), přičemž stanoviště s opadavými dřevinami bývají živinami bohatší, než ta se stálezelenými dřevinami (Berndhard – Reversat 1988). Rychlosti mineralizace jsou u obou forem dřevin srovnatelné (Belsky et. al. 1993).

Na rozdíl od dřevinami způsobeného ovlivnění vodního režimu, které je silně závislé na konkrétní situaci na stanovišti, působení dřevin na živinový režim je velmi podobné napříč druhy dřevin, biotopy a klimatickými pásy (Scholes a Archer 1997). Půda

nacházející se pod dřevinným zápojem je živinami vždy výrazně bohatší než půda na místě bezlesí na stejné lokalitě. Virginia (1986) uvádí tři hlavní mechanismy tohoto jevu.

Prvním je fakt, že stromy a keře jsou schopné fungovat jako živinové pumpy čerpající živiny z hlubokých půdních horizontů, pokud jsou k dispozici, a z oblastí horizontálně umístěných již za hranicí zápoje a dále je přes opad elokovat do svrchních vrstev půdy pod zápojem, kde mohou být využity bylinami. Kořeny mnoha druhů stromů a keřů často dorůstají do vzdálenosti několikanásobně větší, než je poloměr koruny (Scholes 1990).

Druhý mechanismus představuje dřevinný porost jako účinný lapač atmosférického prachu, bohatého na živiny, který ulpívá na listech a větvích a je následně během deště splachován do půdy pod zápojem (Skarpe 1992).

Podstatou třetího mechanismu jsou stromy a keře jako místa vyhledávaná zvěří jako úkryt, místo rozhledu, hnízdění apod. jejich exkrementy, nezpracovaná potrava, uhynulí jedinci apod. tak živinami obohacují půdu pod zápojem (Belsky 1994).

Byla prokázána výrazná korelace mezi množstvím dusíku a uhlíku pod jednotlivými jedinci druhů *Acacia senegal* a *Balanites aegyptiaca* a obvodem jejich koruny (Berndhard-Reversat 1982). Zvyšování obsahu sloučenin hlavních živinových prvků pod zápojem dřevin by mohlo vést k odpovídajícímu snížení obsahu těchto živin v okolní půdě, kde převládá pokryvnost travinné složky. Podle Campbella (1994) tento se tento efekt uplatňuje spíše v humidnějších oblastech, v aridních a semiaridních oblastech, se však tento jev vůbec neprokázal.

### 1.2.3. Ovlivnění světelných podmínek v podrostu

Stromy a keře svou přítomností vždy ovlivňují množství a kvalitu světelného záření dopadajícího na bylinné patro v podrostu. Roli hrají celková pokryvnost a denzita dřevinného patra, stejně jako ekofyziologické vlastnosti jednotlivých druhů dřevin (Pihlgren, Lennartsson 2008). Velké rozdíly pochopitelně existují mezi množstvím propouštěného světla brzy na jaře mezi opadavými a neopadavými druhy. Z domácích dřevin nejvíce světla propouští porosty *Quercus pubescens*, *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*,



nejméně pak *Fagus sylvestris* a *Picea abies*, a také *Crataegus sp* (Kollman, Reiner 1996), který tvoří výrazně dominantní dřevinu na lokalitě, kde probíhal sběr dat pro tuto práci.

### 1.3. Parametry bylinného patra

Diverzita jakéhokoli společenstva je určena dvěma hlavními komponenty, a to počtem druhů a hodnotou vyrovnanosti druhových abundancí (*evenness*) (Magurran 2004). Jejich vztahy jsou relativně komplexní, dostupné práce (Weiher, Keddy (1999), Bell (2003), Wilsey et al. (2005)) uvádí jejich pozitivní, negativní, i žádnou korelaci v rostlinných společenstvech.

Podle práce Manier a Hobbs (2006) je vztah mezi počtem druhů a hodnotou vyrovnanosti abundancí (*evenness*) na aktivních pastvinách negativní, zatímco v nepastevních travinných společenstvech pozitivní, autoři však nevysvětlují možnou příčinu tohoto jevu. Nejednoznačný vztah mezi počtem druhů a hodnotou vyrovnanosti abundancí (*evenness*) poskytuje důvod k analýze vlivu faktorů prostředí na každý z těchto dvou parametrů zvlášť (Ma 2005). Ve stejné práci autor zjišťuje, že hodnota vyrovnanosti abundancí (*evenness*) je negativně korelována s poměrem rostlinám dostupných sloučenin uhlíku a dusíku (*C/N ratio*). Wilsey a Stirling (2007) dochází k závěru, že zatímco počet bylinných druhů v travnatém společenstvu je závislý především na diverzitě zásoby semen v půdě a míře migrace, vyrovnanost abundancí (*evenness*) je více určena intenzitou kompetice ve společenstvu. Matingly et al (2007) uvádí, že *evenness* je více korelována se stabilitou daného ekosystému, než počet druhů.

### 1.4. Vliv pokryvnosti dřevin na počet bylinných druhů

Četné práce se zabývají vlivem zastínění podrostu okolními dřevinami, jako *proxy* proměnnou celkového působení dřevin na podmínky v podrostu na podobu bylinného patra.

Rejmánek a Rosén (1992) zkoumají vliv lokální pokryvnosti dvou druhů křovin, nejčastěji invadujících opuštěné alvarové pastviny v Pobaltí, a sice druhů *Juniperus communis* a *Potentilla fruticosa*, na charakter závislosti počtu bylinných druhů na ploše. Dochází k závěru, že v případě jalovce je tento vztah na malých plochách, v řádu několika

m<sup>2</sup>, negativní, zatímco na plochách stovek až tisíců m<sup>2</sup> je tento vztah unimodální. Na největších studovaných plochách, o rozloze pěti tisíc m<sup>2</sup>, vykazují nejvyšší počet bylinných druhů plochy s pokryvností druhu *Juniperus communis* dokonce až kolem 75%. To znamená, že na takto velkých plochách koexistují druhy s rozdílnou afinitou ke dřevinám. Na malých plochách autoři zaznamenávají úbytek počtu bylinných druhů, typických pro alvarové louky již při malých pokryvnostech jalovce, zatímco na velkých plochách začíná počet alvarových druhů, klesat až při pokryvnostech jalovce nad 30%.

Jinak na podobu bylinného patra, podle výsledků stejné práce, působí přítomnost druhu *Potentilla fruticosa*. Lineární a negativní vliv na počet všech i typicky alvarových bylinných druhů vykazuje ve všech velikostech snímků. Autoři dochází k závěru, že druhové složení dřevin, expandujících do polopřirozeného travnatého společenstva, podstatně ovlivňuje dopad této expanze na diverzitu bylinného patra. V práci není zmiňována prostorová heterogenita pokryvnosti dřevin, která tento dopad zřejmě ovlivňuje.

Einarsson a Míhlberg (1999) zaznamenávají na extenzivně využívaných pastvinách v jižním Švédsku, ve fytoecologických snímcích o rozměrech 1x1 metr, nejvyšší počet bylinných druhů na zcela otevřených stanovištích a kontinuální pokles počtu druhů se zvyšující se pokryvností dřevinného patra. Škorník et al (2008) uvádí postupný pokles počtu bylinných druhů ve snímcích o velikosti 5x5 m na vlhkých loukách ve Slovinsku se vzrůstající pokryvností dřevinného patra.

Pihlgren a Lennartsson (2008) naopak nezaznamenávají změnu v počtu bylinných druhů na transektech od kmenů keře *Rosa dumalis* směrem k otevřené ploše. Autoři pouze zjišťují změnu druhového složení s měnící se vzdáleností od keřů, čili s měnící se lokální pokryvností dřevinného patra. Dochází k závěru, že přítomnost roztroušených keřů pravděpodobně zvyšuje variabilitu bylinného patra na krajinné úrovni a tedy zvyšuje celkové množství bylinných druhů v krajině.

Stejně tak Reitalu et al (2009) zjišťují ve snímcích podobné vegetace o rozměrech 50x50 cm pouze pozitivní korelaci lokální pokryvnosti dřevinného patra s hodnotou vyváženosti abundance jednotlivých druhů, čili *evenness*, zatímco na počet druhů ve společenstvu neměla lokální pokryvnost dřevinného patra průkazný vliv.

Výsledky zkoumání vlivu lokální pokryvnosti dřevinného patra na počet druhů na malé škále, čili na  $\alpha$  – diverzitu bylinné vegetace, nejsou jednoznačné a je pravděpodobné, že tento vztah do značné míry závisí na konkrétním druhu dřeviny, tedy na charakteru vlivu jeho přítomnosti na podmínky prostředí (Rejmánek, Rosén 1992).

### 1.5. Dřeviny jako činitelé heterogenity bylinné vegetace

Dřeviny svou přítomností na malé prostorové škále zvyšují variabilitu podmínek prostředí, zejména mikroklimatických a půdních, a tak do různé míry zvyšují diverzitu bylinného patra v podrostu (Rejmánek, Rosén 1992). Počet bylinných druhů na krajinné úrovni, tedy jejich  $\gamma$  – diverzitu, určuje součin druhových četností jednotlivých mikrostanišť, čili  $\alpha$  diverzity, a jejich heterogenity, tedy  $\beta$  – diverzity. Lokální expanze dřevin v původně druhově bohatém travinném společenstvu tedy vede k určitému zvýšení  $\beta$  – diverzity bylinné vegetace a pravděpodobně ke snížení  $\alpha$  – diverzity na lokální úrovni. Výsledkem obou těchto procesů je míra změny počtu bylinných druhů na lokalitě.

Počet druhů na jednotku plochy, na krajinné škále, je v případě fragmentovaných polopřirozených travinných společenstvech střední Evropy, ovlivněn velikostí plochy tohoto společenstva v současnosti a minulosti (Helm et al 2006, Ůster et al 2007), dále mírou kontinuity existence této lokality (Gustavsson et al 2007, Johanson et al 2008), konektivitou společenstva v přítomnosti a minulosti (Bruun 2006) A současným a minulým typem využití plochy (De Bello et al 2006). Je podstatné, že tyto parametry v travinných společenstvech reagují na gradienty prostředí do určité míry nezávisle na sobě (Wilsey, Stirling 2007). Pietsch (1998) například uvádí převážně unimodální průběh počtu bylinných druhů na opuštěných příležitostně kosených loukách v Německu na plochách o rozměrech 100x100 m<sup>2</sup> závislosti na čase od opuštění.

## 1.6. Výzkumné otázky

- 1.) Jaká je variabilita bylinné vegetace na lokalitě na velké a na malé prostorové škále, co plyne z jejich porovnání?
- 2.) Jaké jsou vztahy mezi parametry diverzity ve zkoumané vegetaci, a co z těchto vztahů vyplývá?
- 3.) Které z proměnných prostředí mají vliv na bylinnou vegetaci na lokalitě?
- 4.) Mění se složení bylinné vegetace v závislosti na lokální pokryvnosti dřevinného patra na malé škále, případně jak?
- 5.) Jak ovlivňuje lokální pokryvnost dřevinného patra bylinnou vegetaci na velké prostorové škále?

## 2. Metodika

### 2.1 Lokalita

Pro sběr dat, použitých v této diplomové práci byla vybrána lokalita přiléhající k zaniklé obci Tocov v Doupovských horách, na většině jejichž území se od roku 1953 do současnosti nachází Vojenský újezd Hradiště, kam platí zákaz vstupu veřejnosti (Vojta, Kopecký 2006). Okolí Tocova není vojensky využíváno a tvoří tzv. nárazníkovou zónu, kde, od vysídlení obyvatelstva začátkem padesátých let, neprobíhá žádná intenzivní hospodářská činnost (Vojta et al 2007). V celé krajině tak probíhá samovolná sukcese, započatá ve stejném období, a sice ke konci čtyřicátých a začátku padesátých let minulého století. Této skutečnosti je využíváno při vědeckém zkoumání jevů souvisejících s dlouhodobou sukcesí.

Výzkumná plocha byla vybrána podle následujících podmínek: a) přítomnost bezlesí, a zároveň do různé míry křovinami zarostlých stanovišť, b) absence významnějších antropogenních disturbancí od doby vylidnění, dodatečně byly vyřazeny plochy, na kterých probíhala extenzivní pastva dobytka v průběhu sedmdesátých let minulého století, podle Brůny (2009), c) dominance jednoho druhu křoviny, a to *Crataegus sp.*, což bylo zjištěno podle leteckých snímků z roku 2005, na kterých je možné křovinaté porosty s převahou *Crataegus sp.* s určitou přesností rozlišit (Vojta, ústní sdělení 2009), d) relativní dostupnost území.

Bližší popis Doupovských hor a lokality v okolí Tocova uvádí Brůna (2009) a Vojta et al (2007).

### 2.2. Vegetace na lokalitě

Na lokalitě se nachází polopřirozené suché trávníky a facie křovin třídy *Festuco-Brometalia*, jmenovitě svazy *Koelerio-Phleion phleoides* a *Bromion erecti*, na humidnějších místech se pak nacházejí mezofilní louky svazu *Arrhenatherion*, na místech s velmi mělkou půdou, nebo na skalních výchozech pak pionýrská bylinná společenstva svazu *Hyperico*

## Metodika

*perforati-Scleranthion perennis*. Z lemových společenstev se vyskytuje svaz *Trifolion medii*. Podrost hustých křovin pak tvoří nitrofilní vegetace svazu *Aegopodion podagrariae*. Bylinné patro na lokalitě vykazuje značnou prostorovou variabilitu a je z velké části tvořeno přechodnými typy společenstev. Keřové patro je zastoupeno nejčastěji rodem *Crataegus*, který Vojta a Kopecký (2006) nachází typicky na opuštěných polích a pastvinách, méně často druhy *Prunus spinosa*, *Rubus caesius* a *Rubus fruticosus*, tvořících spíše nižší keřové patro a neposkytující mnoho prostoru pro byliny v podrostu, okrajově i dalších (Jelínek 1981). Ze stromů sporadicky se vyskytujících na lokalitě se vyskytují *Prunus avium*, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior* a jiné.



Obrázek 1. Ukázka druhově bohatých subxerofilních trávníků v bezlesých částech lokality, nebo v řídkých porostech křovin.





Obrázek 2. Ukázka typické vegetace podrostu ve středně hustých křovinách na lokalitě. Dominují širokolisté druhy trav, zejména *Brachypodium pinnatum* a v menší míře také *Festuca rubra*.

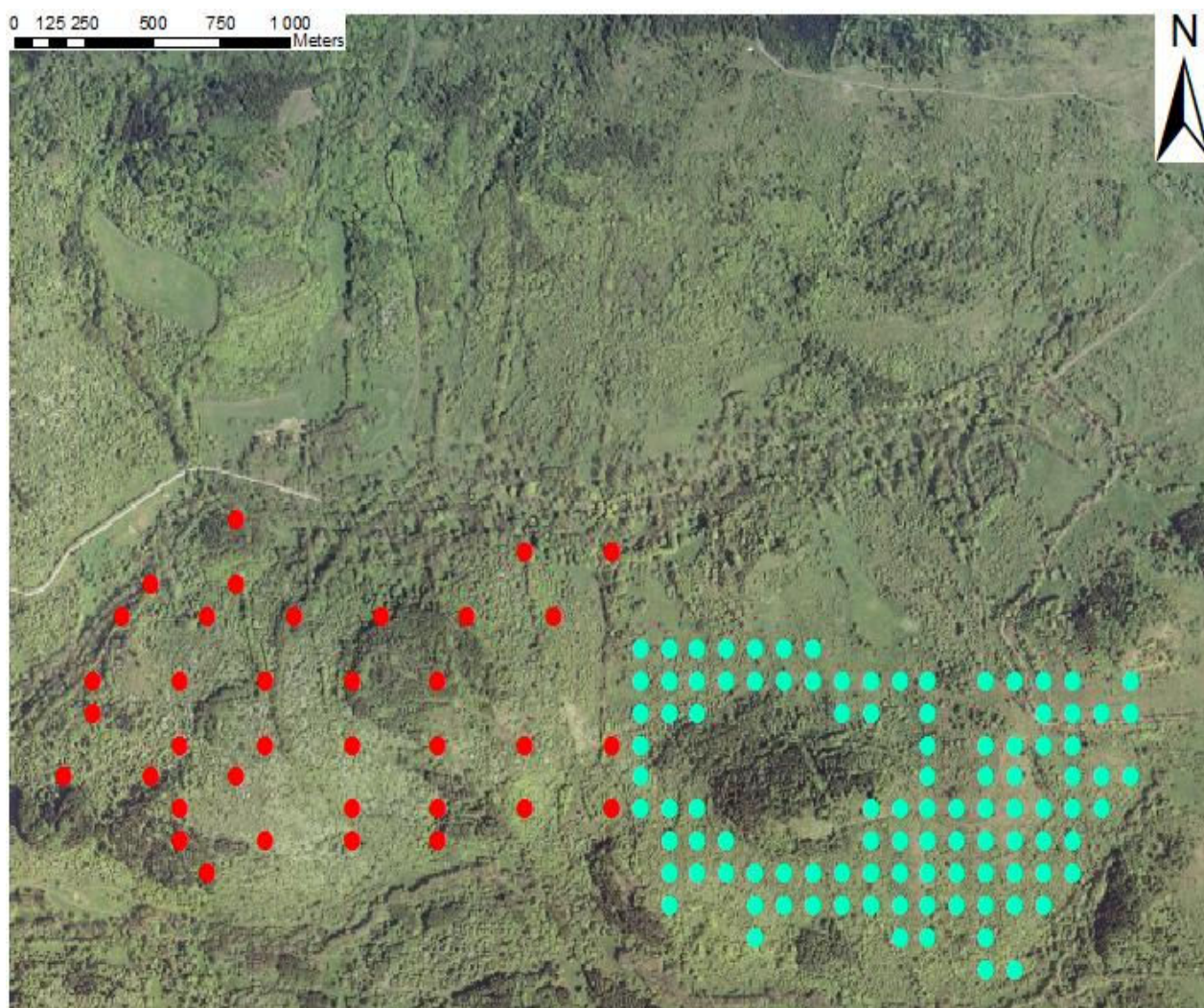


Obrázek 3. Příklad nitrofilní vegetace podrostu hustých křovin s častou dominancí *Urtica dioica*.

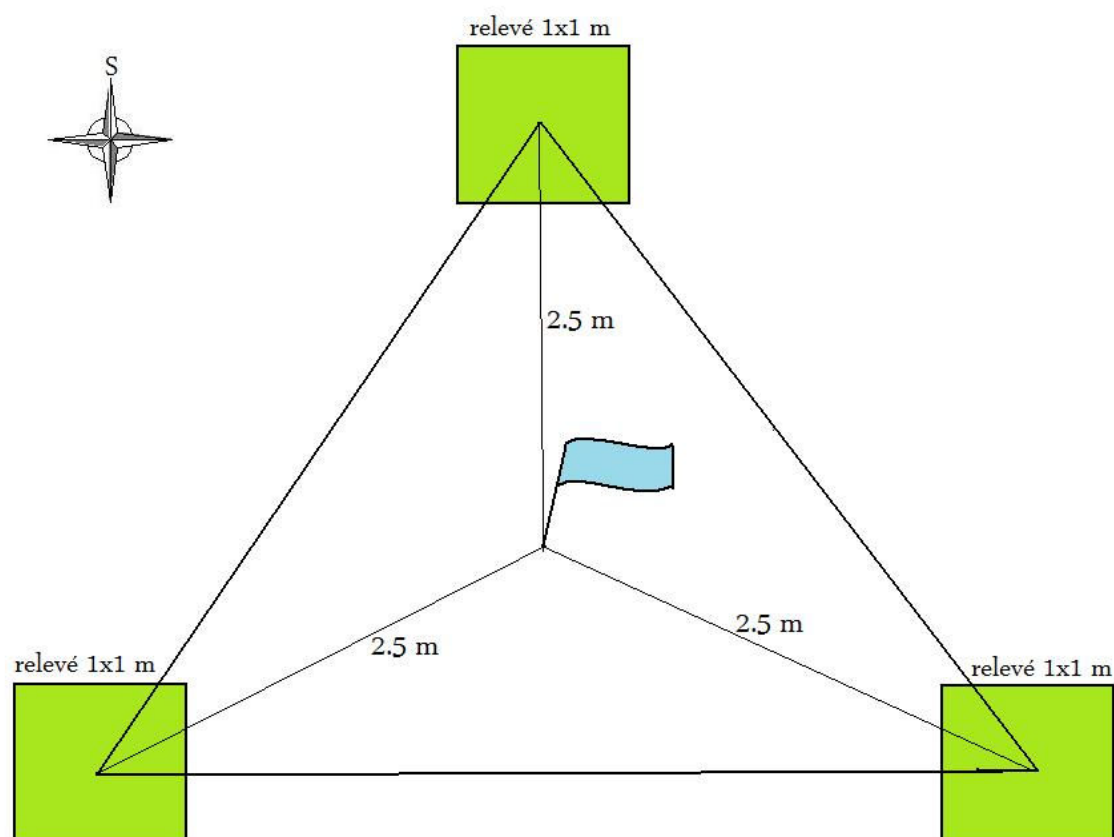
## 2.3. Struktura dat

Během dvou vegetačních sezon v letech 2008 a 2009 bylo na lokalitě sebráno celkem 399 fytocenologických snímků, uspořádaných do 133 trojic. Sběr probíhal ve dvou obdobích, a to od 5. července, do 15. července 2008 a od 16. června do 16. července 2009. Při sběru fytocenologických snímků byla zaznamenávána pouze vegetace bylinného patra bez semenáčků dřevin. V případě, že bylo v terénu zjištěno výrazné zastoupení vzrostlých stromů, nebyla trojice snímků zaznamenána. Pro určení pokryvnosti bylinných druhů byla použita nová Braun-Blanquetova stupnice (Barkman et al 1964). Fytocenologické snímky byly zpracovány v databázových programech Turboveg for Windows 2.07a (Henekens 2004) a Juice 7.0 (Tichý 2008).





Obrázek 4. Ortofoto-mapa zachycující okolí zaniklé obce Tocov. Červenou barvou je zobrazeno umístění trojic snímků sebraných v sezoně 2008, modrou barvou pak poloha trojic sebraných v roce 2009.



Obrázek 5. Schematický náčrtek situace tří fyt. snímků v rámci jednoho bodu (trojice). Modrá vlaječka představuje bod z pravidelné sítě, který jsem dohledával pomocí přístroje GPS.

sezona	počet fytocenologických snímků	počet trojic	procentuální podíl počtu snímků
2008	93	31	23%
2009	306	102	77%
celkem	399	133	100%

Tabulka 1. Přehled počtu fytocenologických snímků sebraných pro účely této diplomové práce v jednotlivých letech.

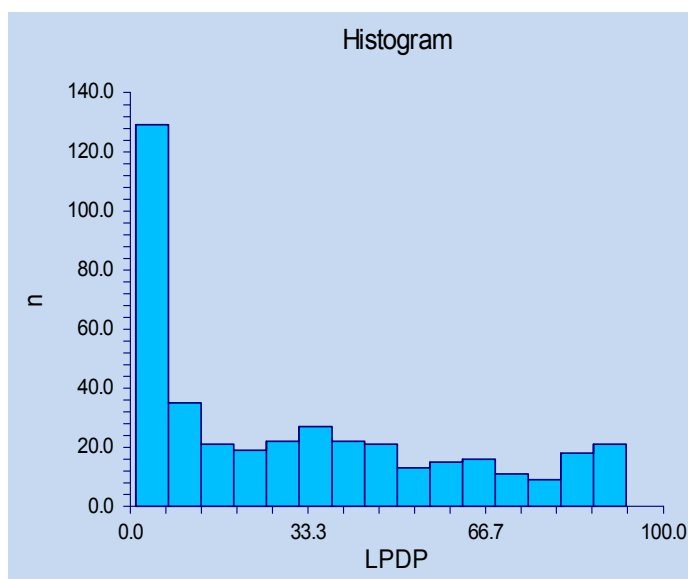
## 2.4. Proměnné vztahující se k jednotlivým fyt. snímkům

### 2.4.1. Lokální pokryvnost dřevinného patra

Je *proxy* proměnná vyjadřující míru pokrytí snímku dřevinami, v naprosté většině rodu *Crataegus*, nebo druhu *Prunus spinosa*. Je to stěžejní proměnná prostředí v této diplomové práci, proto byl způsob sběru dat navržen tak, aby byl získán co nejreprezentativnější výběr snímků v celé škále hodnot této proměnné. Ostatní proměnné prostředí jsou pro účely této práce doplňkové a analýzy jejich vlivu na bylinnou vegetaci slouží k upřesnění situace na lokalitě.

Pomocí digitálního fotoaparátu Nikon se širokoúhlým objektivem typu Sigma EX 1:4 – 5,6 DC HSM, s ohniskovou vzdáleností nastavenou na 10 mm, byla pořízena fotografie prostoru nad každým fytocenologickým snímkem. Tato fotografie byla následně zpracována v programu Gap Light Analyser 2.0 (Frazer et al 1999).

Nejdříve byl na každé fotografii určen bod, představující nadhlavník, kolem něhož byl vymezen kruh, představující oblohu. Poté byly fotografie převedeny na rastry s barvou pixelů v různých odstínech šedé, což odpovídalo intenzitě modré barvy v pixelech originálního obrázku. Dále byla pomocí funkce *threshold* manuálně nastavena hraniční hodnota intenzity modré barvy pro kterou byl pixel ještě považován za součást zápoje tak, aby se rozdělení na oblohu a zápoj co nejvíce blížilo situaci na originální fotografii. Výsledkem tohoto procesu je rastr zobrazující zápoj černou a oblohu bílou barvou. Hodnota LPDP pro každý snímek je procentuální část plochy, která je čtena jako zápoj na rastrovém obrázku z plochy celého rastru. Ačkoli je způsob měření LPDP, popsáný výše, zatížen velkou chybou (subjektivní orientace fotografie, funkce *threshold*), pro potřeby této diplomové práce je postačující přesnost v určení LPDP, s chybou maximálně kolem deseti procent, což tento postup splňuje.



Obrázek 6. Frekvenční histogram rozdělení hodnoty lokální pokrývnosti dřevinného patra (LPDP) u snímků. Hojně jsou zastoupeny fytocenologické snímky bezlesí, rozdělení v různých hladinách pokrývnosti LPDP je rovnoměrné.

## 2.5. Proměnné vztahující se k trojicím

Pro každou trojici byly zjištěny, nebo vypočítány následující proměnné, jejichž vliv na bylinnou vegetaci byl statisticky zpracován.

### 2.5.1. Sezona

Tato proměnná kóduje letopočet, ve kterém proběhl sběr fyt. snímků v dané trojici. V mnohorozměrných statistických analýzách tato proměnná figuruje jako kovariáta, která eliminuje vliv subjektivní chyby zápisu fyt. snímků.

### 2.5.2. Poloha bodů v prostoru

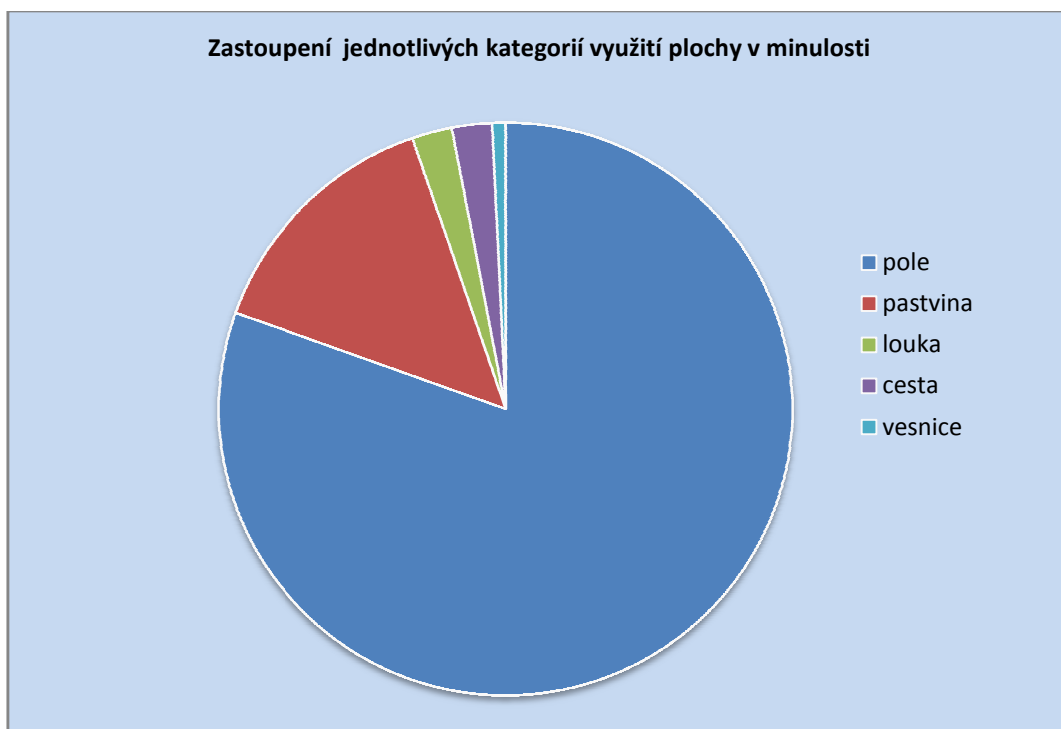
Trojice fytocenologických snímků představují body pravidelné sítě. Řady této sítě jsou orientovány východo-západním směrem a nejjižněji ležící řada bodů má hodnotu proměnné  $y$  rovnou jedné. Obdobně jsou očíslovány sloupce bodů, které mají severojižní orientaci a nejzápadnější sloupec má hodnotu proměnné  $x$  rovnou jedné. Pro odstranění vlivu prostorové autoreplikace byly tyto prostorové souřadnice, a jejich interakce, použity jako kovariáty.

### 2.5.3. Způsob hospodaření v minulosti.

V aplikaci ArcGIS byla pomocí funkce *spatial join* každé trojici přiřazena hodnota odpovídající historickému způsobu využití plochy, na které se tato trojice nacházela. Zastoupeny jsou tyto kategorie: pole, pastvina, louka, cesta a vesnice. Způsob využití plochy vychází z údajů ve státní mapě odvozené z roku 1952, ta je vektorizována Kopeckým (2007) a Drhovskou (2008). Rozdělení je silně nerovnoměrné, přičemž silně převažují body ležící na opuštěných polích.

historické využití plochy	počet trojic
pole	318
pastvina	51
louka	15
cesta	12
vesnice	3

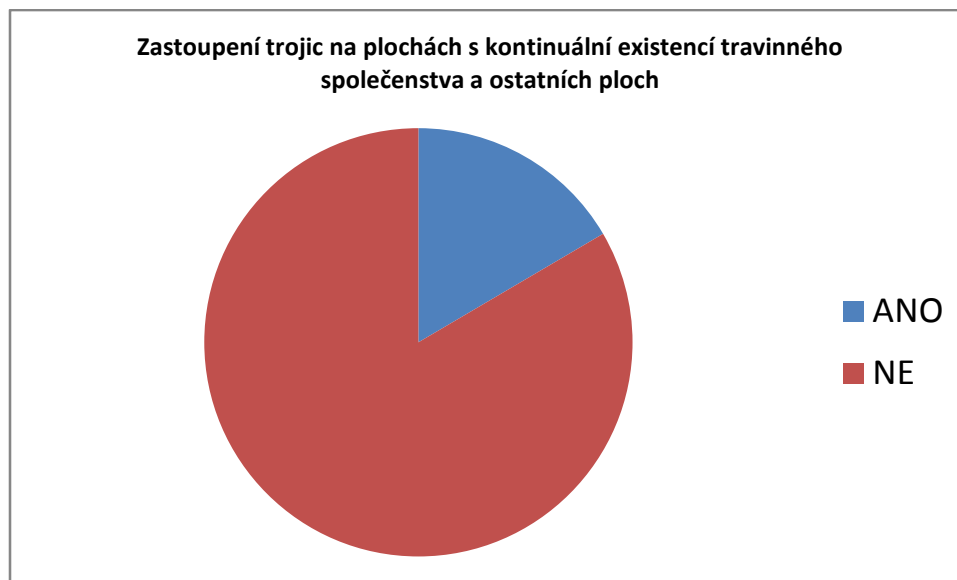
Tabulka 2. Přehled jednotlivých kategorií historického využití plochy a příslušný počet trojic.



Obrázek 7. Relativní četnosti bodů, podle historického způsobu využití ploch, na kterých se tyto body nacházely.

#### 2.5.4. Kontinuální existence travinného společenstva

Tato binární proměnná rozděluje trojice snímků na ty, které se nachází na kontinuálně existujícím travinném společenstvu, což jsou louky a pastviny podle předchozího rozdělení a ostatní, tedy pole, cesta a vesnice.



Obrázek 8. Poměr počtu trojic nacházejících se na plochách s kontinuální existencí travinného společenstva, tedy historických luk a pastvin, podle SMO z roku 1952.

Travinné společenstvo v minulosti	počet trojic
ANO	66
NE	333

Tabulka 3. Počet trojic v každé kategorii podle přítomnosti travinného společenstva v minulosti

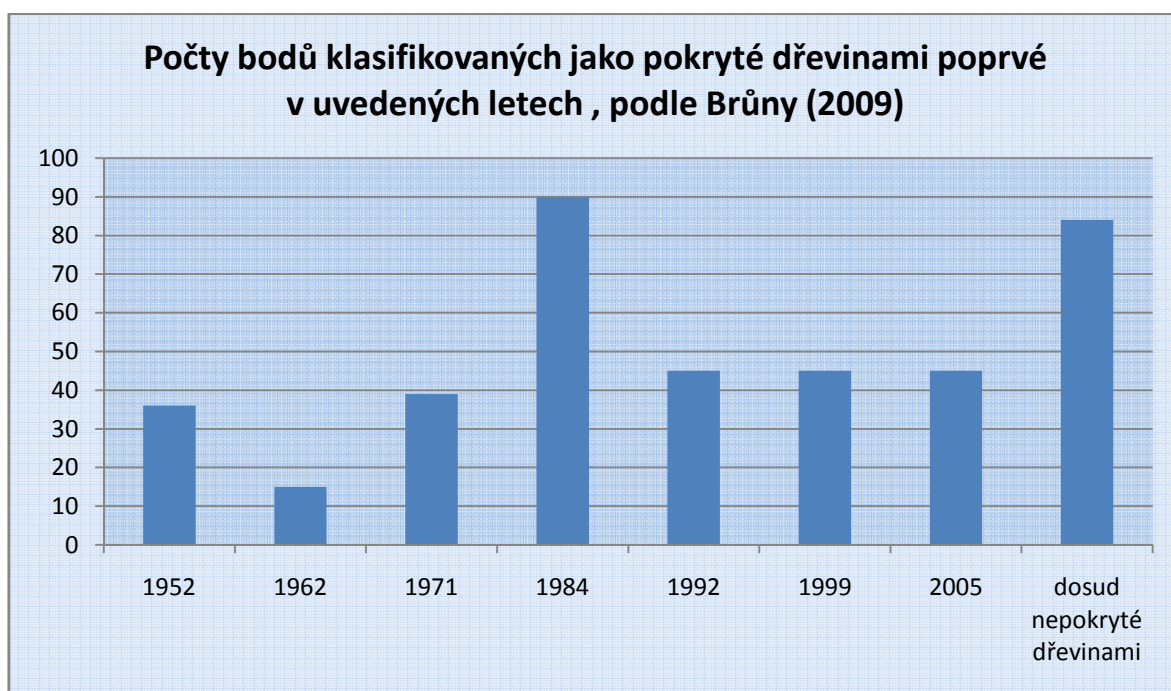
#### 2.5.5. Doba, po kterou je bod klasifikován jako zarostlý

Brůna (2009) má jako materiál pro svou diplomovou práci k dispozici časové série leteckých snímků oblasti bývalé obce Tocov a jeho okolí. Snímky z let 1952 až 1992 jsou rastrové ekvivalenty leteckých snímků v rozlišení 21  $\mu\text{m}$ , což odpovídá 1210 dpi, a pochází z archivu Vojenského geografického a hydrometeorologického úřadu v Dobrušce. Snímky z let 1999 a 2005 jsou pak ortorektifikované mapy s rozlišením 0,5 metru poskytnuté Českým úřadem zeměměřičským a katastrálním. Více o těchto snímcích je uvedeno ve zmiňované diplomové práci. Tyto snímky představují rastry, jejichž jednotlivé

pixely jsou Brůnou (2009) binárně rozděleny na plochy bezlesí a plochy pokryté dřevinami.

V aplikaci ArcGIS byly každé trojici fyt. snímků přiděleny prostorově shodné pixely ze všech rastrů. Takto byla vytvořena u trojic časová řada, která poskytla informaci o tom, zda je pixel na místě trojice bodů považován za pokrytý dřevinnou vegetací, případně jak dlouhou dobu. Body ležící na pixelech, které nejsou považovány jako zarostlé ani podle snímku z roku 2005 jsou tedy označeny jako bezlesí.

Přesnost rozlišení snímků je poměrně vysoká (0,5 m), ale protože přesnost přístroje GPS, který jsem používal v terénu, se pohybuje kolem pěti, v některých případech i více metrů, není možné přiřadit jednotlivým fytocenologickým snímkům v této DP konkrétní pixely. Informace o tom, jak dlouhou dobu jsou body, představující trojice snímků pokryté dřevinami je tedy pouze informativní a jsou pravděpodobně zatíženy velkou chybou.



Obrázek 9. Počet trojic v jednotlivých kategoriích podle období zarůstání.

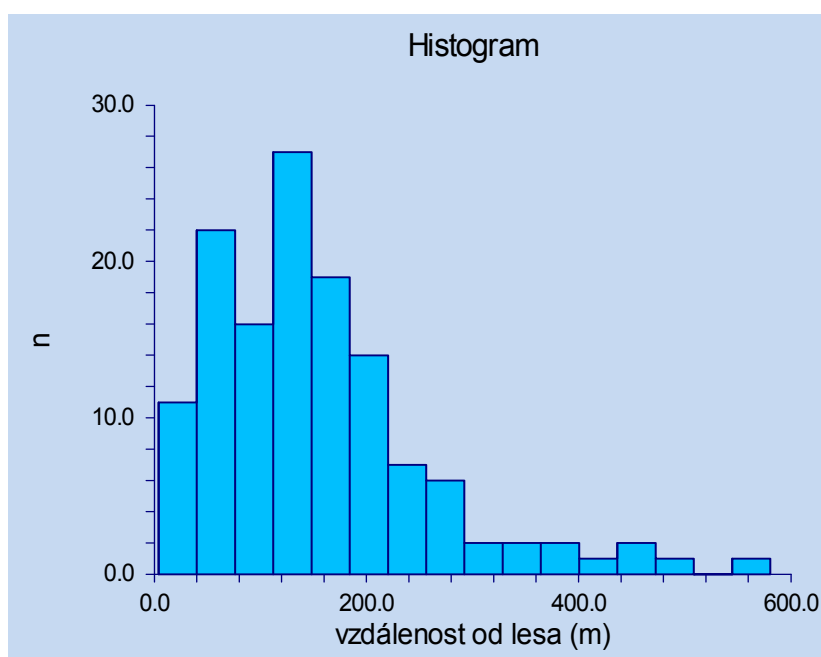
letopočet	1952	1962	1971	1984	1992	1999	2005	dosud bezlesí	celkem
počet snímků	37	15	39	90	45	45	44	84	399

Tabulka 4. Počet trojic v jednotlivých kategoriích podle období zarůstání.



### 2.5.6. Vzdálenost od nejbližšího historického lesa

Dále byla pro všechny body vypočítána v programu ArcMap jejich prostorová vzdálenost od nejbližšího bodu nejbližšího polygonu představujícího historický les. Ten je definován jako plocha, na které se nacházel les podle stabilního katastru z roku 1842 i podle státní mapy odvozené z roku 1952. V době vylidnění zkoumaného území tedy s největší pravděpodobností na těchto plochách existoval les kontinuálně více než sto let.

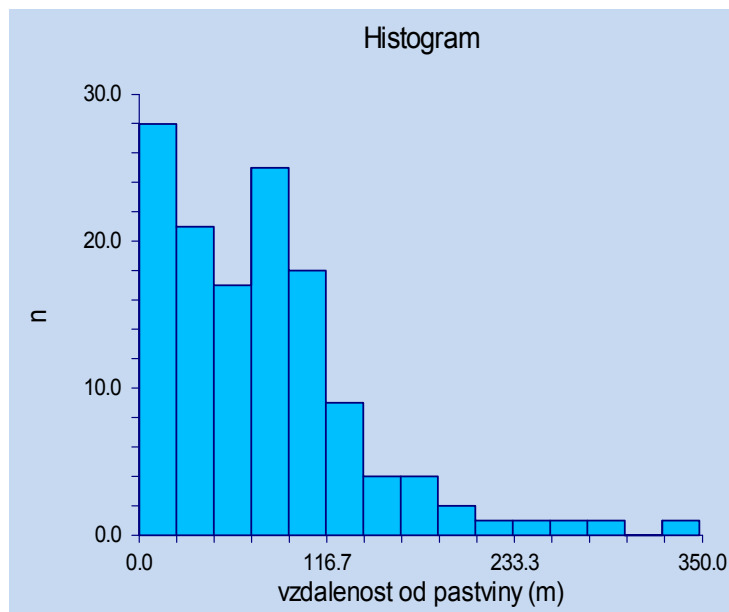


Obrázek 10. Frekvenční histogram vzdáleností od nejbližšího historického lesa u trojic.

### 2.5.7. Vzdálenost od nejbližší historické pastviny

Stejným způsobem byla zjištěna vzdálenost od nejbližší historické pastviny.

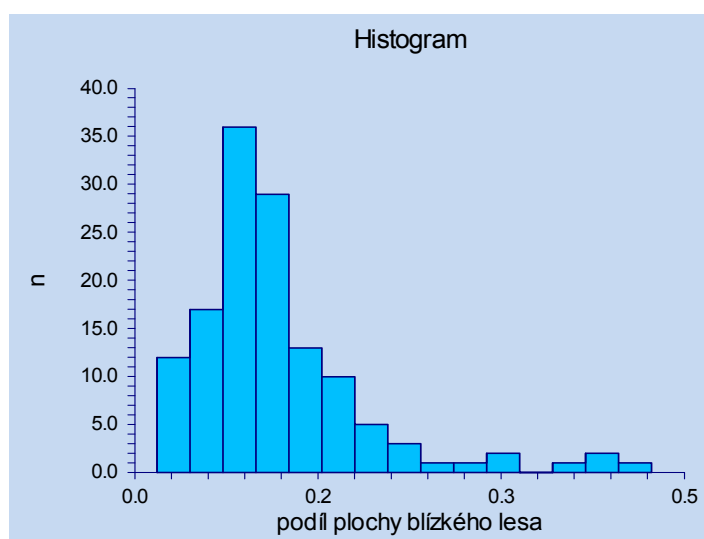




Obrázek 11. Frekvenční histogram vzdáleností od nejbližšího historického lesa u trojic.

### 2.5.8. Podíl plochy blízkého historického lesa

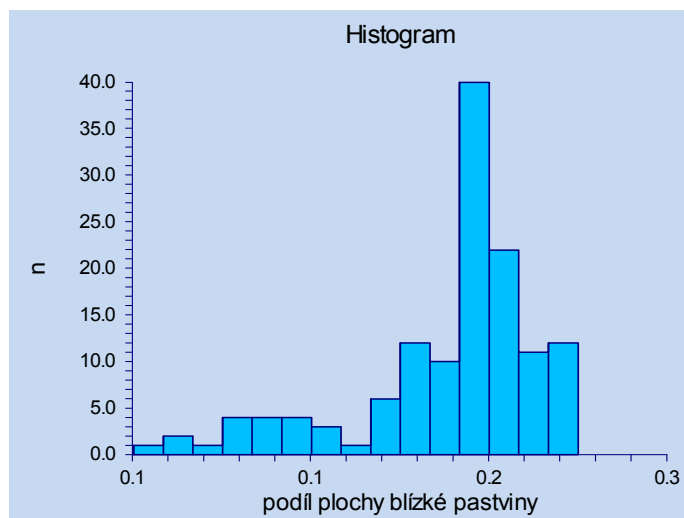
V aplikaci ArcMap byl pro každou trojici vytvořen *buffer*, čili prstenec, se středem v tomto bodu, vnitřním okrajem s poloměrem ve vzdálenosti nejbližšího lesa a vnějším okrajem s poloměrem vzdálenosti nejbližšího lesa + 100 metrů. Podíl plochy historického lesa, definovaného výše, která se nachází uvnitř tohoto prstence, a ostatních ploch v tomto prstenci, pak představuje hodnotu proměnné, označené jako podíl plochy blízkého lesa.



Obrázek 12. Frekvenční histogram trojic podle plochy blízkého historického lesa.

### 2.5.9. Podíl plochy blízke historickej pastviny

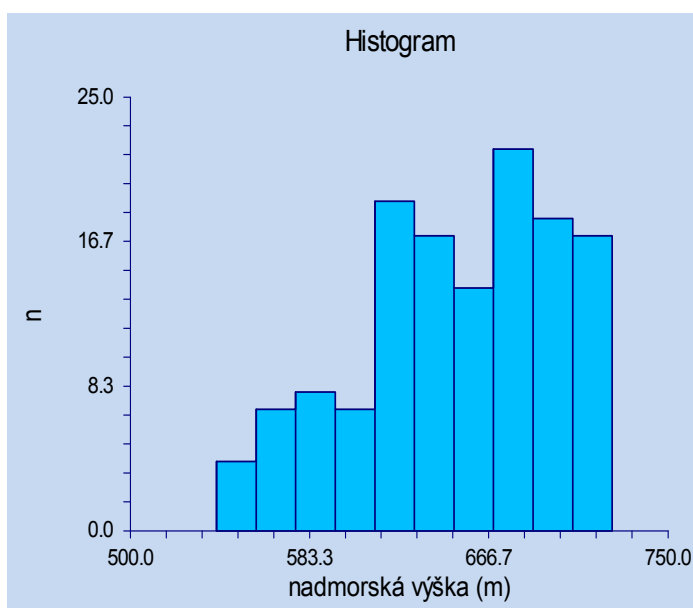
Podobným spôsobom je zistená hodnota veličiny podílu plochy blízke pastviny.



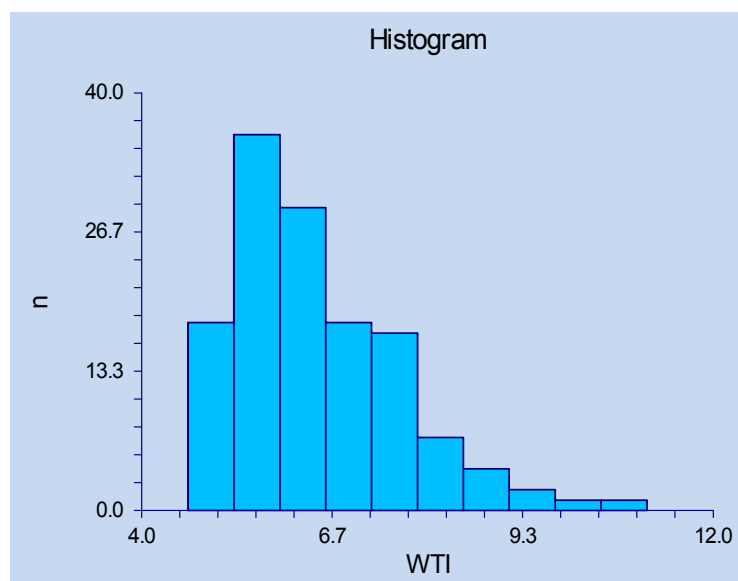
Obrázek 13. Frekvenční histogram trojic podle plochy blízke historickej pastviny.

### 2.5.10. Index vlhkosti, tepelného příkonu a nadmořská výška

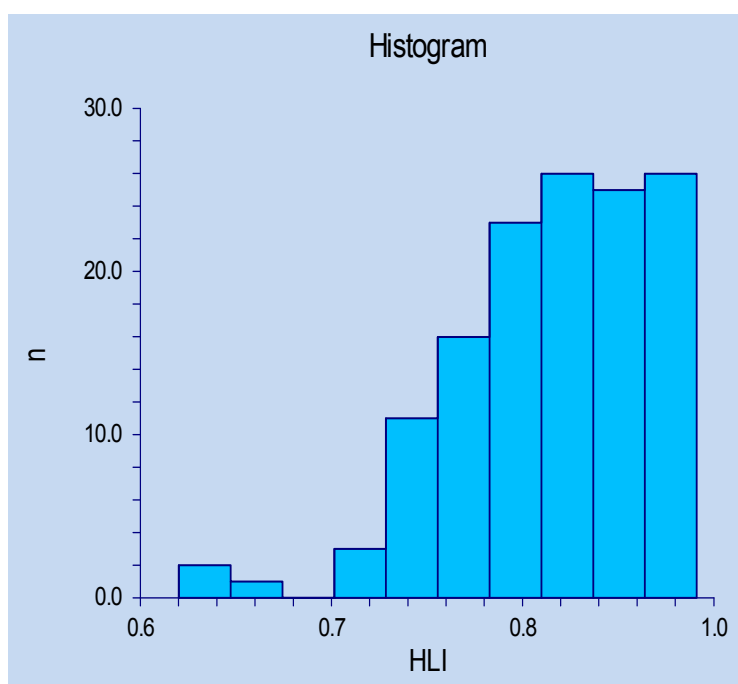
Hodnoty pro index vlhkosti, nadmořské výšky a sklonu a orientace svahu, vztahující se k celým trojicím bodů, byly vypočítány v programu ArcGIS z digitálního modelu terénu. Hodnoty sklonu a orientace svahu nebyly samy o sobě testovány, ale na jejich základě byl vypočítán tepelný příkon stanoviště, čili HLI (McCune & Keon 2002), pro výpočet byla použita rovnoběžka 50°18'.



Obrázek 14. Frekvenční histogram znázorňující nadmořskou výšku bodů podle DEM



Obrázek 15. Frekvenční histogram znázorňující index vlhkosti (wettness index, zkr. WTI) podle DEM



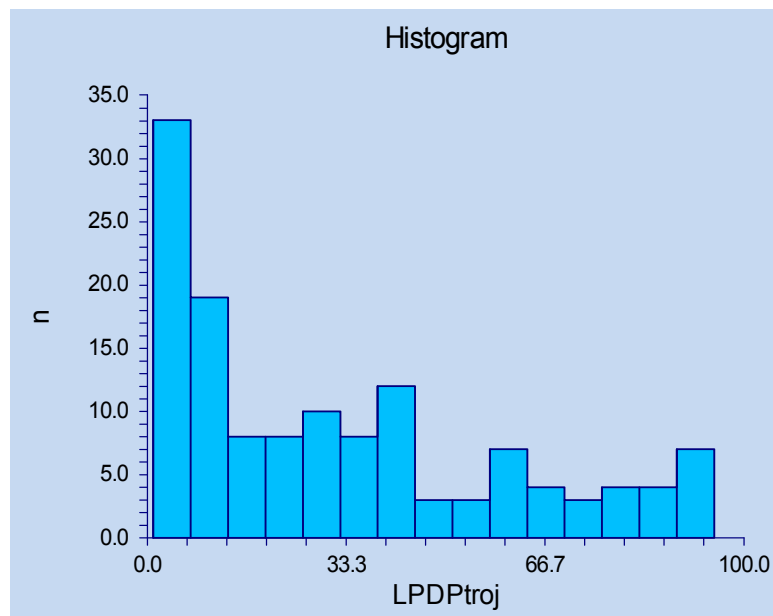
Obrázek 16. Frekvenční histogram znázorňující index tepelného příkonu (HLI) bodů podle DEM

### 2.5.11. Lokální pokryvnost dřevinného patra v trojici

Hodnota této proměnné pro každou trojici je rovna aritmetickému průměru LPDP ve fyt. snímcích dané trojice.



Obrázek 17. Příklad variability v lokální pokryvnosti dřevinného patra na lokalitě. Batohem na fotce označen střed trojice. Dva snímky z trojice připadají na otevřené stanoviště, třetí se nachází blízko vzrostlého jedince keře *Crateagus*, trojice jako celek spadá do kategorie řídkých křovin.



Obrázek 18. Frekvenční histogram lokální pokryvnosti dřevinného patra v trojicích.

### 2.5.12. Stupeň pokrytí trojice dřevinami

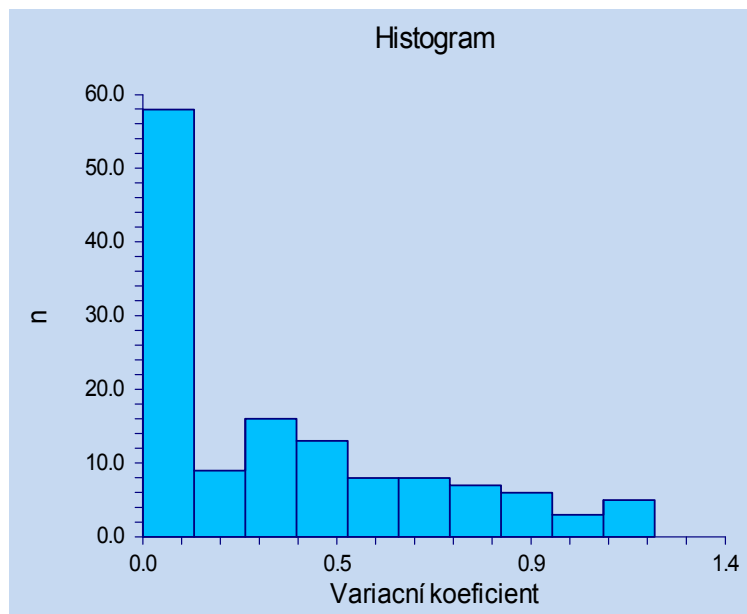
Jedná se o kategoriální proměnnou. Trojice jsou rozděleny do těchto čtyř kategorií: bezlesí, řídké dřeviny, středně husté dřeviny a husté dřeviny. Způsob rozdělení trojic do těchto kategorií viz tabulka.

ø pokryvnost LPDP snímků	<1%	1% - 25%	25% - 50%	>50%
kategorie	bezlesí	řídké dřeviny	středně husté dřeviny	husté dřeviny
počet trojic	22	46	32	33

Tabulka 5. Rozdělení trojic do kategorií podle průměrné LPDP.

### 2.5.13. Variační koeficient LPDP v trojici

Je podíl směrodatné odchylky a střední hodnoty LPDP v každé trojici.

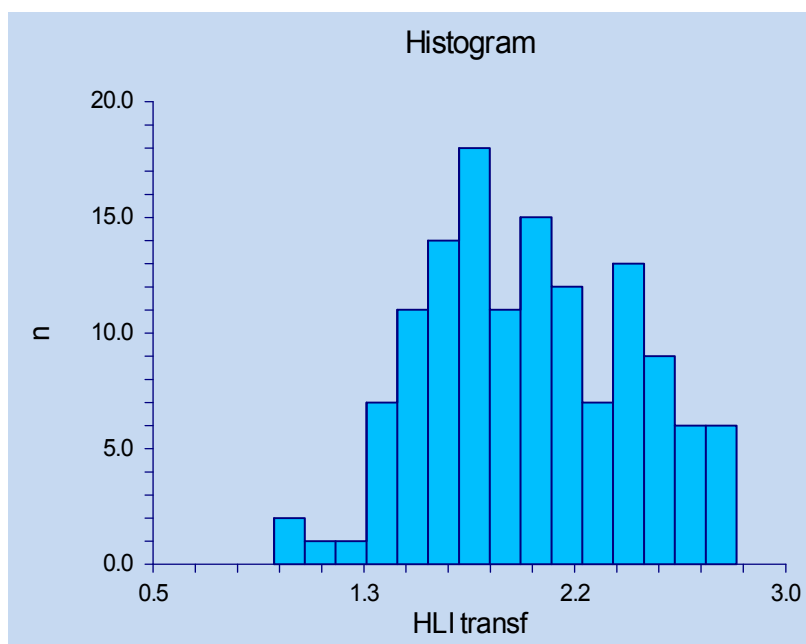


Obrázek 19. Frekvenční histogram rozdělení hodnoty variačního koeficientu LPDP v trojicích

## 2.6. Transformace proměnných

Index tepelného příkonu stanoviště nevykazuje normální rozdělení, proto je žádoucí jej pro účely statistických analýz transformovat. Ve statistických analýzách figuruje proměnná  $HLI_{transf}$ , která je pro každou trojici vypočítána podle vztahu:

$$HLI_{transf} = -\log(1 - HLI)$$



Obrázek 20. Frekvenční histogram proměnné  $HLI_{transf}$  v trojicích.

Proměnné představující vzdálenosti od nejbližšího historického lesa a nejbližší historické pastviny jsou transformovány druhou odmocninou.

### Přehled testovaných proměnných

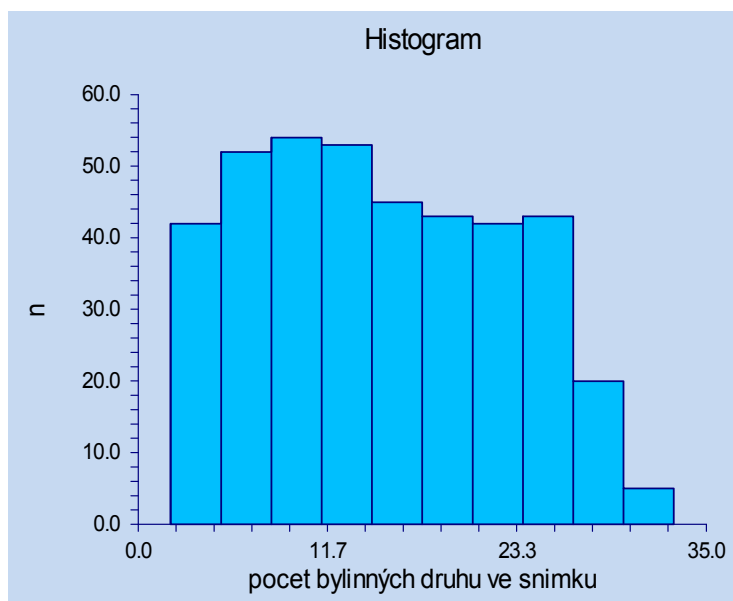
numerické proměnné	zkratka
lokální pokryvnost dřevinného patra ve snímku	LPDP
transformovaný index tepelného příkonu stanoviště	$HLI_{transf}$
index vlhkosti stanoviště	WTI
nadmořská výška trojice	vyska
druhá odmocnina vzdálenosti od nejbližšího historického lesa	odlesa
druhá odmocnina vzdálenosti od nejbližší historické pastviny	odpastviny
podíl plochy historického lesa v okolí	koliklesa
podíl plochy historické pastviny v okolí	kolikpastviny
LPDP trojice (aritmetický průměr LPDP snímků v trojici)	LPDPtroj

kategoriální proměnné	zkratka
kategorizovaná lokální pokryvnost dřevinného patra ve snímku	LPDP cat
sezona sběru snímků	sezona
kontinuální travinné společenstvo	trav
časový interval, po který je trojice pokrytá dřevinami	zarostle
stupeň pokrytí trojice dřevinami podle $LPDP_{troj}$	LPDPtrojcat

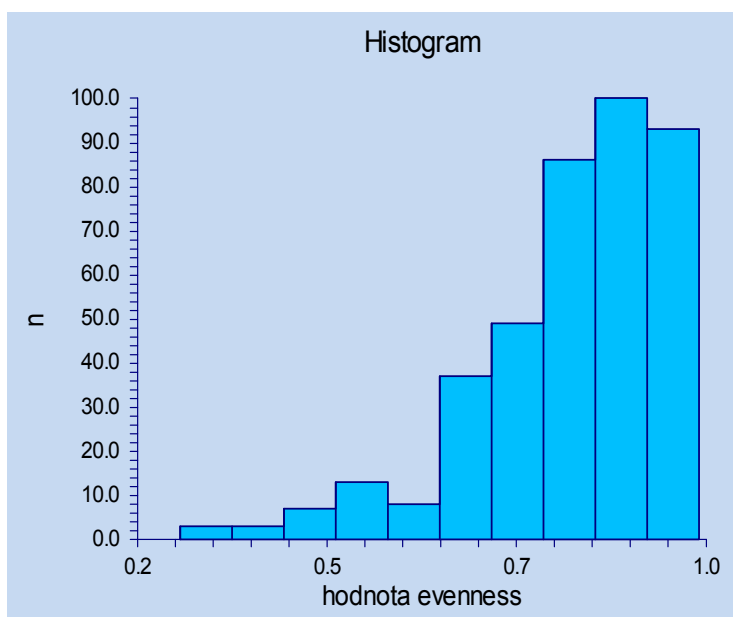
Tabulka 6. Seznam proměnných použitých ve statistických analýzách.

## 2.7. Parametry bylinné vegetace

Bylinná vegetace je na úrovni jednotlivých snímků charakterizována výskytem a pokryvností jednotlivých druhů, což je předmětem mnohorozměrných analýz, a dále počtem druhů a hodnotou evenness. Na úrovni trojic snímků pak bylinnou vegetaci charakterizuje počet druhů v trojici a  $\beta$  – diverzita, vyjádřená Sørensenovým indexem. Frekvenční histogramy těchto proměnných viz grafy.

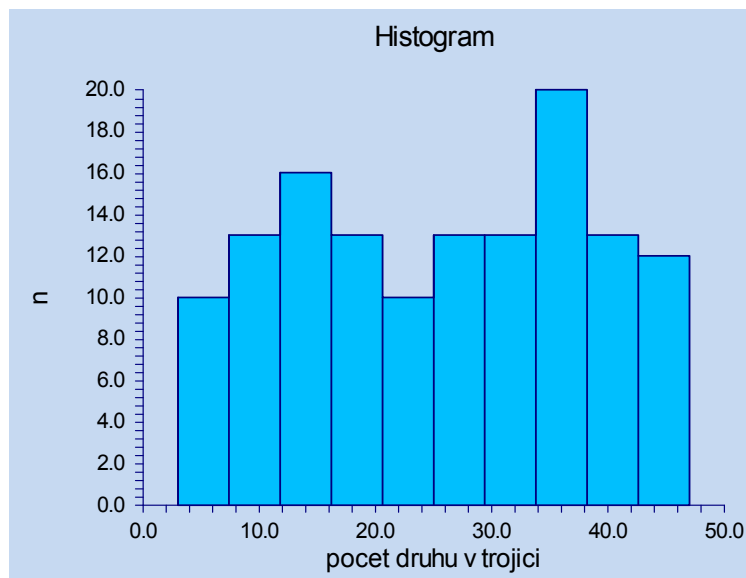


Obrázek 21. Frekvenční histogram rozdělení fyt. snímků podle počtu druhů

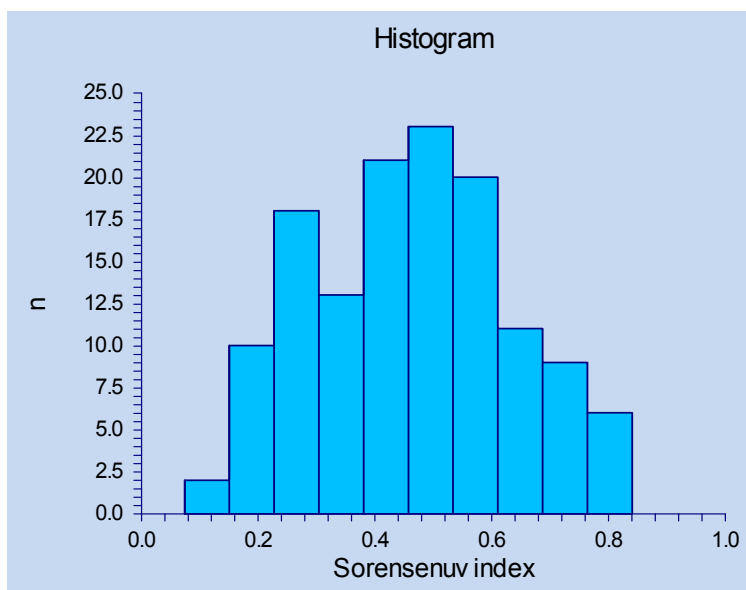


Obrázek 22. Frekvenční histogram rozdělení fyt. snímků podle hodnoty vyrovnanosti abundancí druhů (evenness)





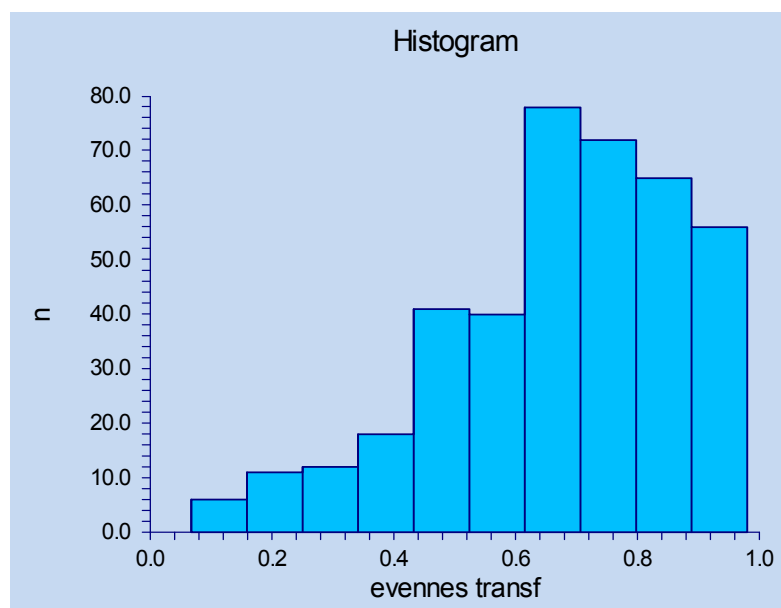
Obrázek 23. Frekvenční histogram rozdělení trojic podle počtu druhů.



Obrázek 24. Frekvenční histogram rozdělení trojic podle míry  $\beta$  – diverzity bylinné vegetace, vyjádřené Sørensenovým indexem.

## 2.8. Transformace parametrů bylinné vegetace

Z parametrů bylinné vegetace byla transformována hodnota evenness u jednotlivých snímků. Nová proměnná *evenness transf.* je druhou mocninou původní evenness.



Obrázek 25. Frekvenční histogram rozdělení trojic podle transformované hodnoty vyrovnanosti abundancí druhů (*evenness transf.*)

## 2.9. Mnohorozměrné analýzy

Mnohorozměrné statistické analýzy byly provedeny v programu Canoco for Windows 4.5 (Braak, Šmilauer 2002). Grafické výstupy byly připraveny v aplikaci CanoDraw for Windows 4.0 (Šmilauer 2002). Ve všech analýzách byly použity unimodální techniky. Předpokládá se totiž, že řada bylinných druhů svým výskytem reaguje na hodnotu LPDP snímků i trojic unimodálně, jako například lemové druhy.

V analýzách byla odmocninově transformována hodnota pokryvnosti druhů, a také snížena statistická váha druhů ve snímcích vzácných.

### 2.9.1. Analýza hlavních směrů variability bylinné vegetace

DCA analýza dává představu o celkové variabilitě vegetace na lokalitě. Protože jsou fytocenologické snímky hierarchickým způsobem uspořádány v prostoru, očekává se prostorová autokorelace vegetace jak mezi trojicemi, ležícími blízko u sebe, tak mezi jednotlivými snímky uvnitř trojic.

Množství variability vysvětlené proměnnými souřadnic a jejich interakcí, určuje míru prostorové autokorelace vegetace celých trojic, nebo vliv proměnných prostředí,

které jsou s těmito souřadnicemi korelovány, a samozřejmě také rozdíly ve vegetaci snímků obou podplach. Spadá sem totiž i vliv sezony sběru dat. Tedy obecně intenzitu trendů ve vegetaci v prostoru zkoumané lokality.

Protože je proměnná prostředí sezona sběru snímků prostorově orientována, snímky pořizované v roce 2008 leží západněji, než ty z roku 2009, je množství variability vegetace vysvětlené sezonou sběru dat rovno rozdílu variability vegetace po odečtení vlivu polohy v prostoru a současně sezony a variability vegetace po odečtení vlivu polohy v prostoru.

Rovněž variabilita vegetace vysvětlené polohou trojic v prostoru je rovna rozdílu variability vegetace po odečtení vlivu polohy v prostoru a variability vegetace po odečtení vlivu sezony.

Konečně množství variability vysvětlené kovariátou kódující příslušnost k trojici určuje míru prostorové autokorelace vegetace snímků uvnitř trojic. Tato kovariáta je použita při analýzách jevů probíhajících uvnitř trojic.

Byly provedeny dvě analýzy technikou DCA. Do první z nich byly zahrnuty všechny snímky, orientované v trojicích na sever. Tímto se odstraní prostorová autokorelace mezi snímky uvnitř trojic. Tato analýza dává informaci o variabilitě bylinné vegetace na velké škále. V druhé DCA analýze je zkoumána variabilita bylinné vegetace uvnitř trojic.

### 2.9.2. Analýza variability vegetace bezlesí

Variabilita vegetace travnatých společenstev, na kterých dosud nezačala expanze dřevin, byla stanovena opět pomocí DCA. Do této analýzy vstoupily pouze trojice spadající do kategorie bezlesí podle stupně pokrytí dřevinami, tedy s hodnotami LPDP všech snímků menších než jedna. I zde byly použity kovariáty vyjadřující sezonu sběru dat, polohu v prostoru a příslušnost k trojici.

Pro informaci byla DCA analýza provedena i pro zbývající kategorie podle stupně pokrytí dřevinami.

### 2.9.3. Přímé gradientové analýzy

Pro testování vlivu proměnných prostředí v přímých gradientových analýzách byl použit *split-plot design*. Jednotlivé fytoocenologické snímky představují *split-plots*, trojice snímků pak představují *whole-plots*. V analýzách vegetace na úrovni celých trojic, jsou jako kovariáty použity hodnoty proměnných sezony a souřadnicemi zadané polohy v prostoru. V analýzách jevů probíhajících na malé škále, tedy uvnitř trojic, je jako kovariáta použita pouze proměnná kódující příslušnost k trojici. Znáhodňování hodnot proměnných bylo provedeno pomocí *Monte –Carlo* permutačního testu.

### 2.9.4. Analýza vlivu proměnných prostředí na vegetaci

Analýza vlivu proměnných prostředí na vegetaci byla provedena pomocí techniky CCA. Seznam testovaných proměnných viz tabulka. Očekává se, že gradienty některých proměnných, např. nadmořské výšky, WTI aj., budou vykazovat určitý prostorový trend. Proto byla jako kovariáta použita pouze hodnota sezóny. Permutace byly povoleny pouze mezi *whole-plots*, tedy jen mezi celými trojicemi. Seznam testovaných proměnných viz tabulka.

<b>proměnné prostředí</b>	<b>zkratka</b>
LPDP ve snímku	LPDP
doba pokrytí dřevinami	zarostle
travnaté společenstvo v minulosti	trav
vzdálenost od lesa	od lesa
vzdálenost od pastviny	od pastviny
podíl plochy nejbližšího lesa	podíl lesa
podíl plochy nejbližší pastviny	podíl pastviny
HLI transf	HLI
WTI	WTI
nadmořská výška	vyska

Tabulka 7. Seznam proměnných prostředí, jejichž vliv na bylinnou vegetaci byl testován pomocí CCA techniky.

V analýzách jevů uvnitř trojic je opět použit *split-plot design*, permutace jsou povoleny pouze mezi *split-plots* v rámci jednotlivých *whole-plots*.

### 2.9.5. Analýza vlivu proměnných prostředí na vegetaci uvnitř trojic

Jedinou dostupnou proměnnou prostředí, kterou se liší snímky uvnitř trojic je hodnota LPDP. Její vliv na vegetaci na malé škále, tedy uvnitř trojic je testován technikou CCA. Jako kovariáta je použita příslušnost k trojici. Tato technika vybírá z přítomných bylinných druhů ty, které jsou svým výskytem schopné jemně reagovat na mozaiku mikrostanovišť více, nebo méně pokrytých dřevinami.

V analýze, která byla provedena technikou CCA, byl testován vliv LPDP na bylinnou vegetaci pro každou kategorii míry pokrytí dřevinami zvlášť. Hodnota LPDP ve všech snímcích u trojic spadajících do kategorie bezlesí je rovna jedné, proto byla tedy tato kategorie z analýzy vyloučena.

## 2.10. Jednorozměrné analýzy

Jednorozměrné analýzy provedené pro účely této diplomové práce byly provedeny v aplikaci NCSS 2007 07.1.14 (Hintze 2009). Tyto analýzy testují vliv proměnných prostředí na parametry vegetace. Opět jsou rozděleny podle hierarchické úrovně na analýzy jevů na velké a malé škále, tedy mezi celými trojicemi a uvnitř trojic snímků.

### 2.10.1. Vliv podmínek prostředí na vegetaci

Byl testován vliv proměnných prostředí, seznam viz tabulka, na parametry vegetace trojice, tedy na počet bylinných druhů v trojici a míru  $\beta$ -diverzity, vyjádřenou Sørensenovým indexem. Byla použita technika mnohonásobné regrese. Protože rozdělení hodnoty LPDP celé trojice je silně nenormální, posunuté k nízkým hodnotám LPDP, je testována pouze kategoriální proměnná stupeň pokrytí trojice dřevinami, označená *LPDPtroj cat*.

numerické proměnné	kategoriální proměnné
HLI transf	LPDP troj cat
WTI	zarostle
vyska	trav
od lesa	sezona
od pastviny	
podíl lesa	
podíl pastviny	

Tabulka 8. Seznam proměnných testovaných pomocí mnohonásobné regrese.

Jednotlivé kategorie vyjadřující stupeň pokrytí dřevinami byly pomocí analýzy variance, typu *General Linear Models*, srovnány mezi sebou v hodnotách počtu druhů a  $\beta$ -diverzity.

### 2.10.2. Vliv variačního koeficientu hodnoty LPDP na parametry vegetace

Rozdělení variačního koeficientu není normální, velmi častá je hodnota 0 v případě trojic ležících v bezlesí, proto jsou v této analýze vyloučeny trojice náležící do kategorie bezlesí.

### 2.10.3. Heterogenita bylinné vegetace na velké škále.

Byla testována míra variability ve složení bylinné vegetace v jednotlivých kategoriích lokální pokryvnosti dřevinného patra v trojici (LPDPtroj cat). Test multivariační homogenity disperzí skupin byl proveden metodou permutačního testu včetně párového porovnání (Anderson et al 2006). Výsledkem byly hodnoty statistických vzdáleností vegetace celých trojic od centroidu.

Pomocí analýzy variance, typu *General Linear Models*, byl testován vliv kategoriální proměnné LPDP cat na parametry vegetace na úrovni snímků, což je počet druhů ve snímku a hodnota *evenness*.

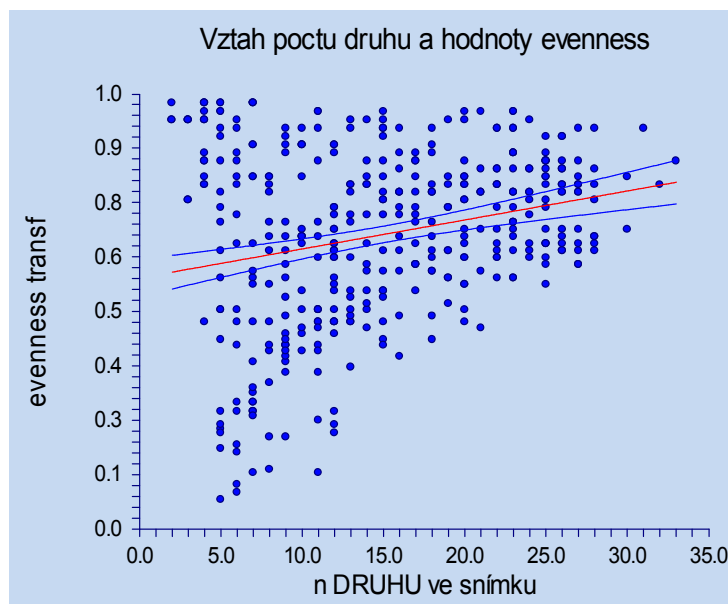
## 2.11. Vztahy mezi proměnnými prostředí

### 2.11.1. Prostorové trendy proměnných prostředí

Většinu plochy, na které probíhal terénní sběr dat tvoří konkávní jižně orientovaný svah, lze tedy očekávat, že podmínky prostředí budou spolu do značné míry korelovány. Bude zde rovněž patrný i prostorový trend, tedy korelace se souřadnicemi v prostoru, zejména s hodnotou souřadnice y, která představuje i gradient nadmořské výšky a do určité míry i sklonu svahu, potažmo *HLI*. Celková míra prostorové autokorelace je zjištěna pomocí DCA analýzy při použití souřadnic a jejich interakcí jako kovariát. Regresní analýzou nebyla zjištěna průkazná korelace mezi lokální pokryvností dřevinného patra v trojici s ostatními zjištěnými proměnnými.

### 2.12. Vztahy mezi parametry vegetace

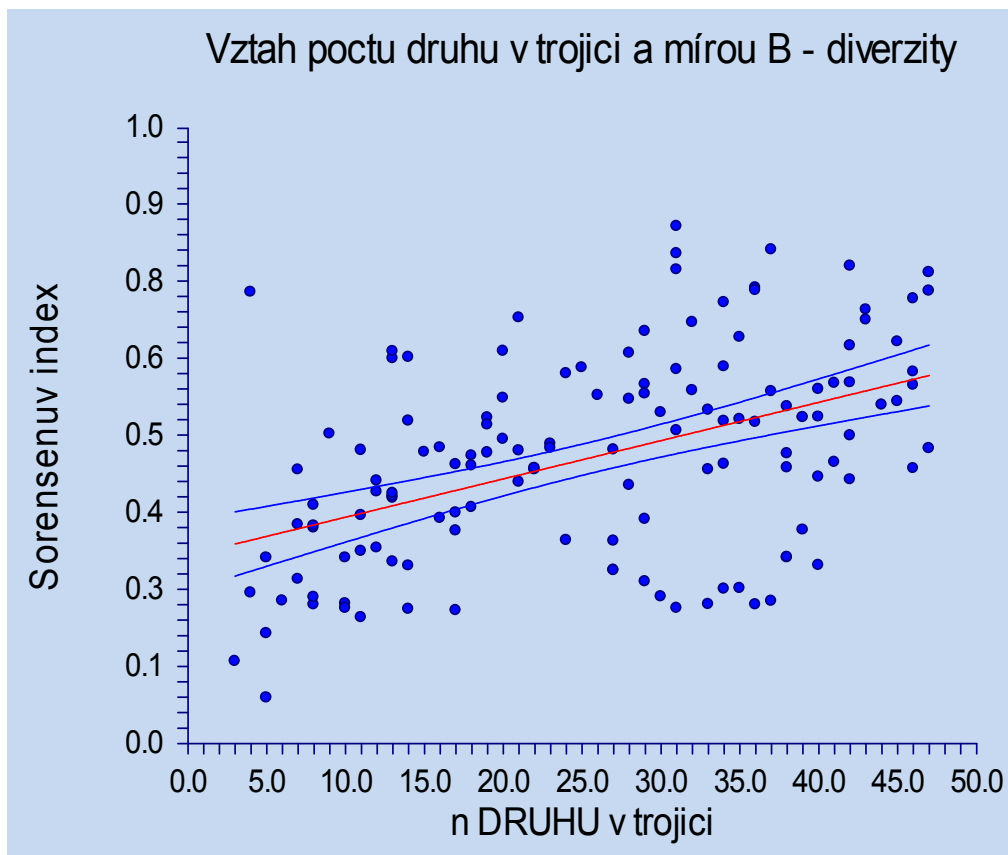
Pomocí jednoduché regrese je testován vztah mezi parametry vegetace na obou prostorových škálách. Na úrovni trojic tedy korelace počtu druhů v trojici a mírou  $\beta$ -diverzity, vyjádřenou Sørensenovým indexem. Na úrovni jednotlivých snímků pak korelace počtu druhů a hodnotou *evenness trans* vegetace.



Obrázek 26. Vztah počtu bylinných druhů a míry vyváženosti abundancí jednotlivých druhů ve snímku

$R^2$	0.0611
Korelační koeficient	0.2471

Tabulka 9. Výsledek regresní analýzy počtu druhů a vyrovnanosti jejich abundancí ve snímku.



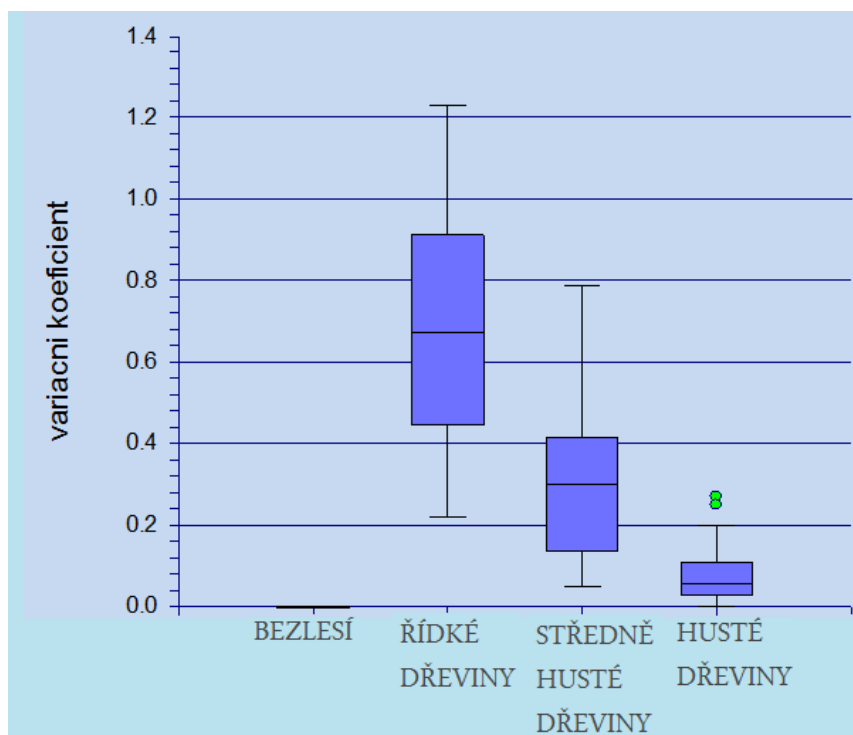
Obrázek 27. Vztah mezi počtem druhů a mírou  $\beta$  - diverzity v trojici.

$R^2$	0.2235
Korelační koeficient	0.4728

Tabulka 10. Výsledek regresní analýzy počtu druhů a Sørensenovým indexem v trojici.



2.12.1. Variační koeficient lokální pokryvnosti dřevin na malé škále (LPDP) v jednotlivých kategoriích pokryvnosti dřevin navelké škále (LPDPtroj cat)



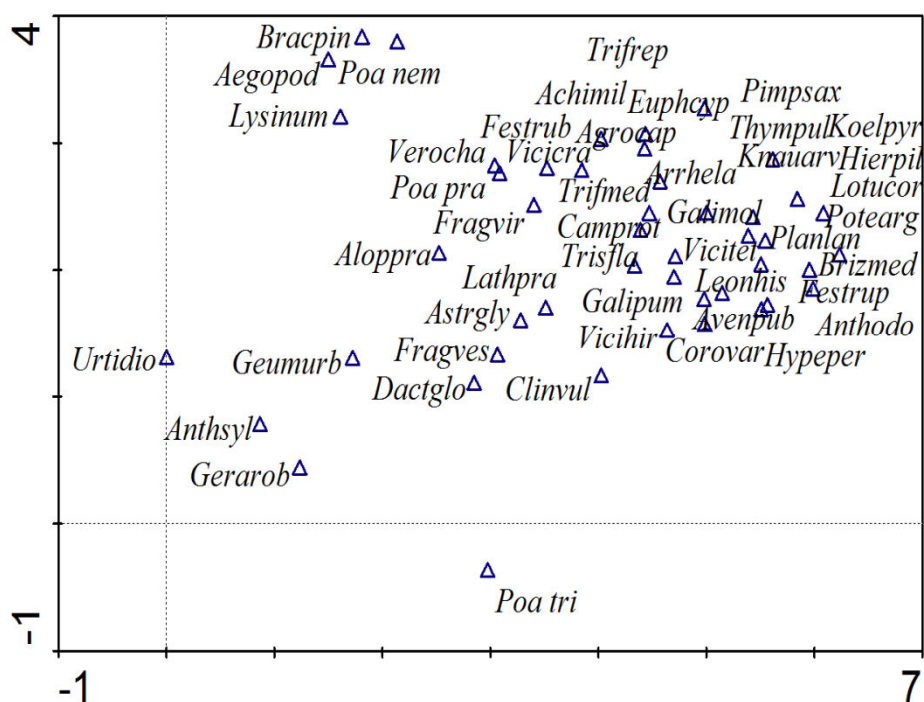
Obrázek 28. Srovnání krabicových diagramů znázorňujících hodnoty variačního koeficientu LPDP v jednotlivých kategoriích LPDPtroj cat.

### 3. Výsledky

#### 3.1. Variabilita bylinné vegetace na velké škále

Podle výsledků DCA analýzy vegetace, použitím souřadnic x a y jako kovariát, a jejich interakcemi, se sníží celková variabilita vegetace ve snímcích o 3,1 %. Tento díl variability tedy představují všechny prostorové trendy ve vegetaci, včetně těch způsobených prostorově orientovanými gradienty podmínek prostředí, jako například nadmořská výška a další. Přidáním kovariáty sezóny sběru dat, klesla celková variabilita na 4,2%. Rozdíl obou hodnot, čili 1,1% z celkové variability vegetace, je tedy vysvětlen subjektivní chybou autora při pořizování fytoecologických snímků, odlišnostmi vegetace obou zkoumaných podploh, které nejsou lineárně korelovány se souřadnicí x, eventuálně meziročními rozdíly ve vegetaci. Celková variabilita vegetace na velké prostorové škále, tedy mezi jednotlivými trojicemi je 51,8%. 48,2% celkové variability ve vegetaci tvoří rozdíly uvnitř jednotlivých trojic, tedy na malé prostorové škále. Na grafickém výstupu DCA (obr.29) analýzy vidíme zřetelný ekologický gradient. Při této analýze jsou jako kovariáty použity proměnné, kódující vegetační sezonu a příslušnosti jednotlivých snímků k trojicím, jde tedy o variabilitu vegetace na velké škále. Pravou část grafu zaujmají výrazně suchomilné bylinné druhy (*Koeleria pyramidata*, *Potentilla argentea*, *Lotus corniculatus* a další). Střední části grafu dominují druhy středně vlhkých luk (*Trisetum flavescens*, *Trifolium medium*, *Arrhenatherum elatior*), a také druhy se širokou ekologickou amplitudou, které se ve studované lokalitě vyskytují i v křovinách (*Alopecurus pratensis*, *Fragaria viridis*, *Lathyrus pratensis*). V levém dolním rohu nacházíme výrazně nitrofilní druhy (*Urtica dioica*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Anthriscus sylvestris*). V levém horním rohu se nachází skupina druhů kolem časté dominanty středně hustých křovin na lokalitě – druhu *Brachypodium pinnatum*.

## Výsledky



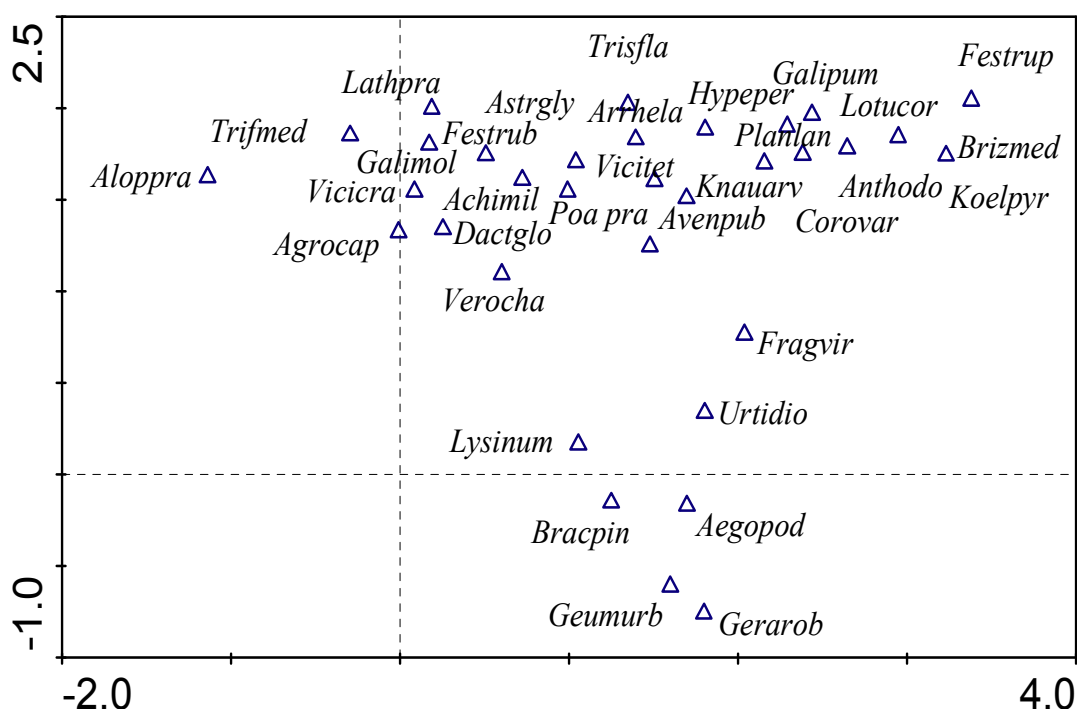
Obrázek 29. Grafický výstup DCA analýzy variability vegetace na velké škále. Jako kovariáta použita proměnná kódující příslušnost snímku k trojici. Nezobrazeno 13% nejvzácnějších druhů.

	<i>total inertia</i>	procentuální část
celk. variabilita vegetace ve snímcích	4.316	100%
sezona	0.048	1.1%
souřadnice	0.133	3.1%
sezona a souřadnice	0.181	4.2%
příslušnost k trojici	2.138	48.2%

Tabulka 11. Seznam kovariát a množství jimi vysvětlované variability ve vegetaci.

### 3.2. Vnitřní variabilita bylinné vegetace trojic

Na grafickém výstupu DCA analýzy variability vegetace uvnitř trojic jsou patrné ekologické gradienty, odhadnutelné na základě ekologie zobrazených bylinných druhů. Nitrofilní druhy zde tvoří mnohem kompaktnější skupinu, než na předchozím grafu a zřetelně s nimi asociuje *Brachypodium pinnatum*. I zde lze rozeznat přechod od bylin suchých luk k mezičtějším druhům (z levého horního rohu do pravého horního rohu).



Obrázek 30. Grafický výstup DCA analýzy představuje variabilitu bylinné vegetace ve zkoumané oblasti. Nezobrazeno 15 % nejvzácnějších druhů. Jako kovariáta použita proměnná vyjadřující příslušnost k trojici.

### 3.3. Vliv lokální pokryvnosti dřevinného patra na počet druhů ve snímku

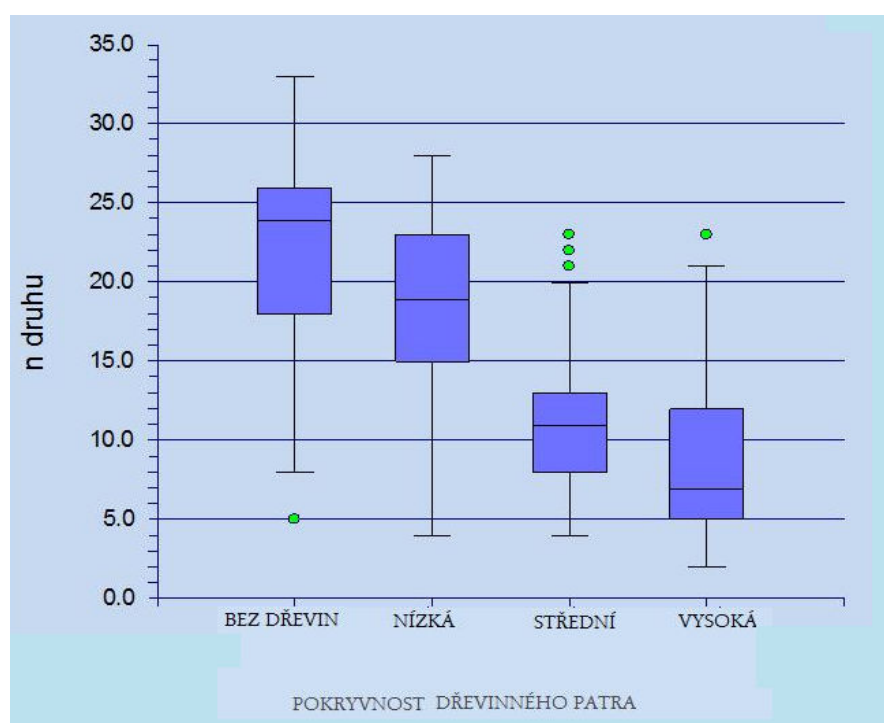
Analýza variance, typ *General linear models* (GLM) s poissonovým rozložením a logaritmicou linkovací funkcí, testovala vliv kategoriální proměnné lokální pokryvnosti dřevinného patra (LPDP cat) na počet druhů ve snímku. Podle Tukey – Kramerova testu jsou od sebe v počtu druhů průkazně odlišné všechny kategorie LPDP cat, při hladině  $\alpha$

## Výsledky

rovné 0,05, přičemž počet druhů klesá úměrně s pokryvností dřevin. Výsledky analýzy viz tabulka. Na úrovni jednoho m<sup>2</sup> má tedy lokální pokryvnost dřevinného patra na  $\alpha$  – diverzitu bylin v podrostu jednoznačně negativní vliv, který se projevuje již při nízkých pokryvnostech dřevin.

p hodnota	$< 1 \cdot 10^{-6}$
f hodnota	153.79

Tabulka 12. Parametry analýzy variance vlivu LPDP cat na počet druhů ve snímcích.



Graf 31. Srovnání krabicových diagramů vyjadřujících počet druhů ve snímcích u jednotlivých kategorií LPDP cat.

LPDP cat	bezlesí	nízká pokryvnost DP	střední pokryvnost DP	vysoká pokryvnost DP
aritmetický průměr počtu druhů ve snímku	22	18,6095	11,2105	8,4951
odhad průměru počtu druhů v základním souboru při $\alpha=0.05$	20,7946 – 23,2053	17,5949 – 19,6242	10,3211 – 12,1	7,6118– 9,3785
standardní odchylka	5,949	5,2431	4,3656	4,5198
minimum	5	4	4	2
maximum	33	28	23	23

Tabulka 13. Popisné statistiky hodnot počtu druhů v jednotlivých kategoriích LPDP cat.

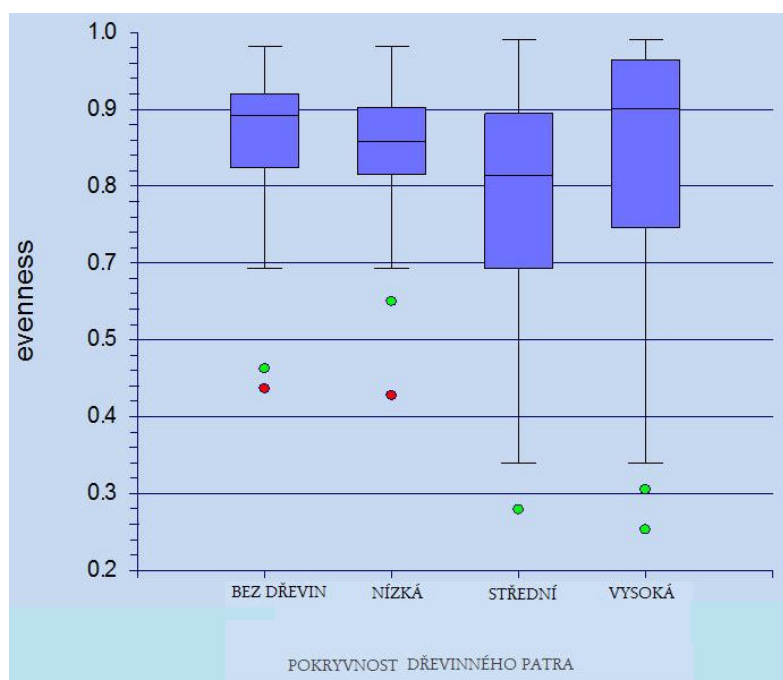
## Výsledky

kategorie	skupina	průkazně se liší od
bezlesí	A	B, C, D
nízká pokryvnost DP	B	A, C, D
střední pokryvnost DP	C	A, B, D
vysoká pokryvnost DP	D	A, B, C

Tabulka 14. Výsledek Tukey – Kramerova testu.

### 3.4. Vliv lokální pokryvnosti dřevinného patra na vyváženost abundancí druhů

Stejným způsobem, tedy GLM analýzou byl testován vliv kategoriální proměnné LPDP cat na hodnotu *evenness* bylinné vegetace v jednotlivých snímcích. Podle Tukey – Kramerova testu se od ostatních kategorií průkazně liší pouze kategorie střední pokryvnosti dřevinného patra, která má hodnotu *evenness* signifikantně nižší, než zbývající při hladině  $\alpha$  rovné 0,05.



Obrázek 32. Srovnání krabicových diagramů vyjadřujících hodnotu *evenness* indexu u jednotlivých kategorií snímků podle LPDP cat.

p hodnota	< 0,0004
f hodnota	88.2

Tabulka 15. Parametry analýzy variance typu GLM vlivu LPDP cat na vyrovnanost abundancí druhů.

## Výsledky

LPDP cat	bezlesí	řídke dřeviny	středně husté dřeviny	husté dřeviny
aritmetický průměr evenness vegetace snímku	0,8479	0,8298	0,7536	0,8153
odhad průměru hodnoty evenness v základním souboru při $\alpha=0.05$	0,8299 – 0,8657	0,8131 – 0,8465	0,7214 – 0,7857	0,7814 – 0,8492
standardní odchylka	0,0891	0,0865	0,1578	0,1737
minimum	0,47	0,46	0,29	0,26
maximum	0,98	0,98	0,99	0,99

Tabulka 16. Popisné statistiky hodnoty *evenness* v jednotlivých kategoriích LPDP cat.

kategorie	skupina	průkazně se liší od
bezlesí	A	B
nízká pokryvnost DP	A	B
střední pokryvnost DP	B	A
vysoká pokryvnost DP	A	B

Tabulka 17. Výsledek Tukey – Kramerova testu.

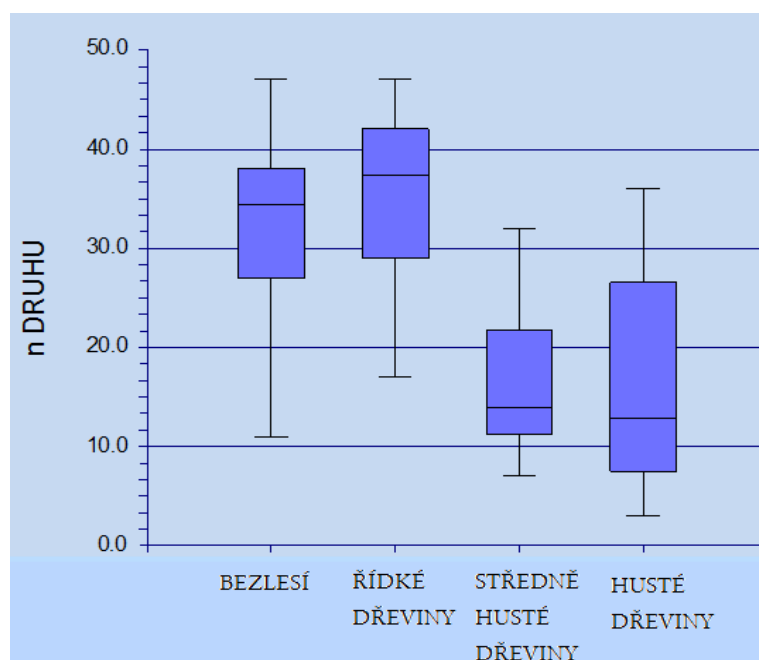
### 3.5. Hledání proměnných prostředí ovlivňujících počet bylinných druhů v trojici

Podle mnohonásobné regresní analýzy má signifikantní vliv na počet bylinných druhů v trojici jen lokální pokryvnost dřevinného patra v trojici - LPDPtroj cat (aritmetický průměr pokryvností dřevin ve snímcích v trojici). Byl proveden Tukey – Kramerův test, podle kterého se signifikantně od sebe liší trojice z kategorií bezlesí a řídkých dřevin od kategorií středně hustých a hustých dřevin v počtu druhů při hladině  $\alpha$  rovné 0,05. Podle této analýzy na úrovni celé trojice, která představuje škálu cca 10 m<sup>2</sup>, nedochází k průkaznému snížení  $\alpha$  – diverzity bylinné vegetace v případě přítomnosti dřevin s nízkou pokryvností oproti zcela otevřeným plochám. K rapidnímu poklesu počtu druhů dochází až v středně zarostlých trojicích.

LPDPtroj cat	
P hodnota	< 0.00058
F hodnota	36.996
R <sup>2</sup>	0.4007

Tabulka 18. Parametry mnohonásobné regresní analýzy vlivu proměnných prostředí na počet druhů v trojici.

## Výsledky



Obrázek 33. Krabicové diagramy představující počty druhů na stanovištích podle kategorizovaného průměru LPDP.

kategorie	bezlesí	řídké dřeviny	středně husté dřeviny	husté dřeviny
aritmetický průměr počtu druhů na stanovišti	32.4	35.7	16.8	16.2
odhad průměru počtu druhů v základním souboru stanovišť při $\alpha=0.05$	28.6 - 36.2	33.1 - 38.3	14.2 - 19.4	12.4 - 19.9
standardní odchylka	8.6	8.6	7.1	10.5
minimum	11	17	7	3
maximum	47	47	32	36

Tabulka 19. Popisné statistiky kategorizovaných stupňů pokrytí stanoviště dřevinami a počtu druhů v nich se vyskytujících.

kategorie	skupina	průkazně se liší od
bezlesí	A	B
řídké dřeviny	A	B
středně husté dřeviny	B	A
husté dřeviny	B	A

Tabulka 20. Výsledek Tukey – Kramerova testu.

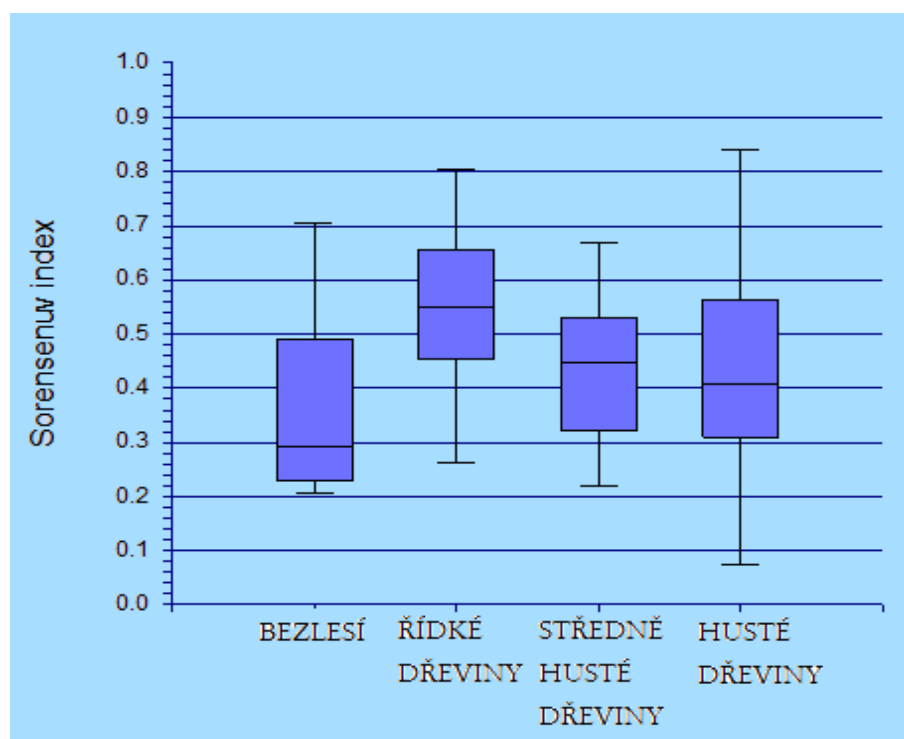


### 3.6. Hledání proměnných prostředí ovlivňujících míru $\beta$ – diverzity bylinného patra

Podle výsledků mnohonásobné regresní analýzy vlivu proměnných prostředí na míru  $\beta$  – diverzity, vyjádřené Sørensenovým indexem má signifikantní vliv pouze kategoriální proměnná LPDPtroj cat. Podle Tukey – Kramerova testu je kategorie řídkých dřevin v hodnotách Sørensenova indexu průkazně odlišná od ostatních kategorií. Hladina  $\alpha$  je stanovena na 0,05. Výsledek této analýzy naznačuje, že řídké křoviny, na úrovni trojic, vnáší do bylinného patra nejvíce variability. Jinými slovy, největší  $\beta$  – diverzita bylinného patra je ve fázi řídkých křovin.

LPDPtroj cat	
P hodnota	$< 1 \cdot 10^{-6}$
F hodnota	10.283
$R^2$	0.1834

Tabulka 21. Parametry mnohonásobné regresní analýzy vlivu proměnných prostředí na hodnotu Sørensenova indexu.



Obrázek 34. Krabicové diagramy vyjadřující hodnoty Sørensenova indexu v jednotlivých kategoriích podle hodnoty průměru LPDP v trojicích.

## Výsledky

LPDPtroj cat	bezlesí	řídke dřeviny	středně husté dřeviny	husté dřeviny
aritmetický průměr S.i. v trojici	0,3519	0,5567	0,4403	0,4401
odhad průměru S.i. v základním souboru při $\alpha=0.05$	0,2824 – 0,4212	0,5174 – 0,596	0,3939 – 0,4867	0,373 – 0,5072
standardní odchylka	0,1565	0,1324	0,1287	0,1892
minimum	0,2045	0,2628	0,2182	0,0741
maximum	0,7048	0,8023	0,6694	0,8403

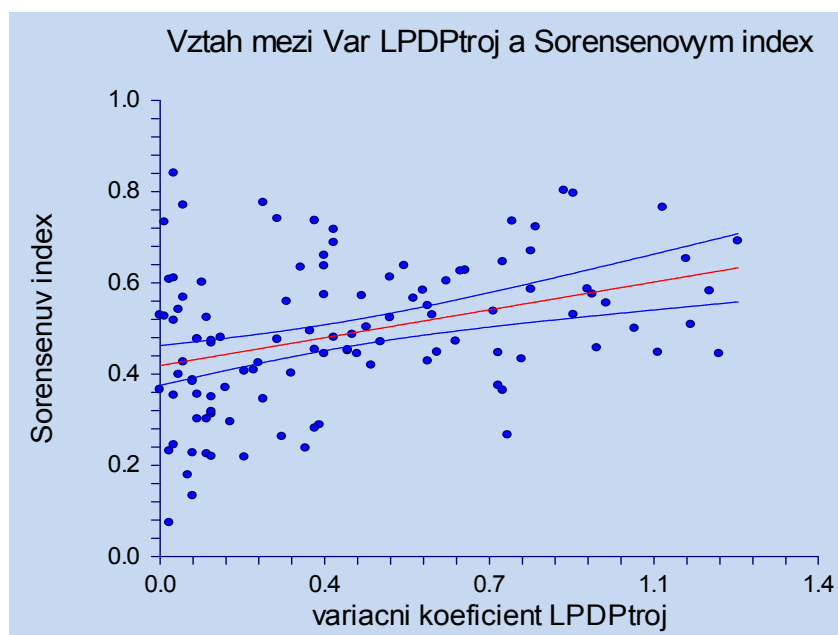
Tabulka 22. Popisné statistiky hodnot Sørensenova indexu v jednotlivých kategoriích.

kategorie	skupina	průkazně se liší od
bezlesí	A	B
řídke dřeviny	B	A
středně husté dřeviny	A	B
husté dřeviny	A	B

Tabulka 23. Výsledek Tukey – Kramerova testu.

### 3.7. Vliv variability lokální pokryvnosti dřevinného patra v trojici na míru $\beta$ – diverzity bylinné vegetace v trojici

Podle výsledků této regresní analýzy je hodnota Sørensenova indexu přímo úměrná variačnímu koeficientu LPDP troj. Heterogenita v lokální pokryvnosti dřevinného patra v rámci trojice se odráží v  $\beta$  – diverzitě bylinné vegetace. Z této analýzy bylo vypuštěno 37 trojic s nulovým součtem LPDP ve snímcích, čili trojice zcela ležící v bezlesí.



Obrázek 35. Regresní závislost Sørensenova indexu v trojici na variačním koeficientu LPDPtroj.

## Výsledky

p hodnota	0.0001
R <sup>2</sup>	0.1357
korelační koeficient	0.3684

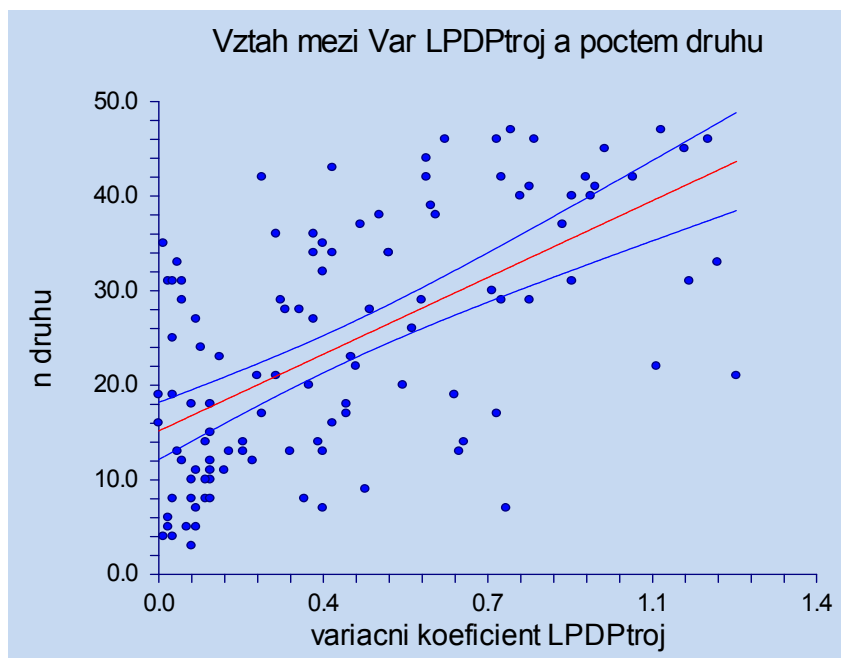
Tabulka 24. Parametry regresní závislosti hodnoty Sørensenova indexu bylinné vegetace v trojici na variačním koeficientu LPDPtroj.

### 3.8. Vliv variability lokální pokryvnosti dřevinného patra v trojici na počet druhů v trojici

Podle regresní analýzy tohoto vlivu je počet druhů v trojici přímo úměrný variačnímu koeficientu LPDP troj. Zde se pravděpodobně projevuje zvýšení  $\beta$  – diversity bylinného patra s rostoucím variačním koeficientem LPDP troj. Počet druhů v trojici je pak rovněž vyšší. Do této analýzy nejsou zahrnuty trojice snímků, ve kterých je nulová pokryvnost dřevin.

p hodnota	$< 1.10^{-6}$
R <sup>2</sup>	0.3658
korelační koeficient	0.6048

Tabulka 25. Parametry regresní analýzy vlivu variačního koeficientu LPDP troj.

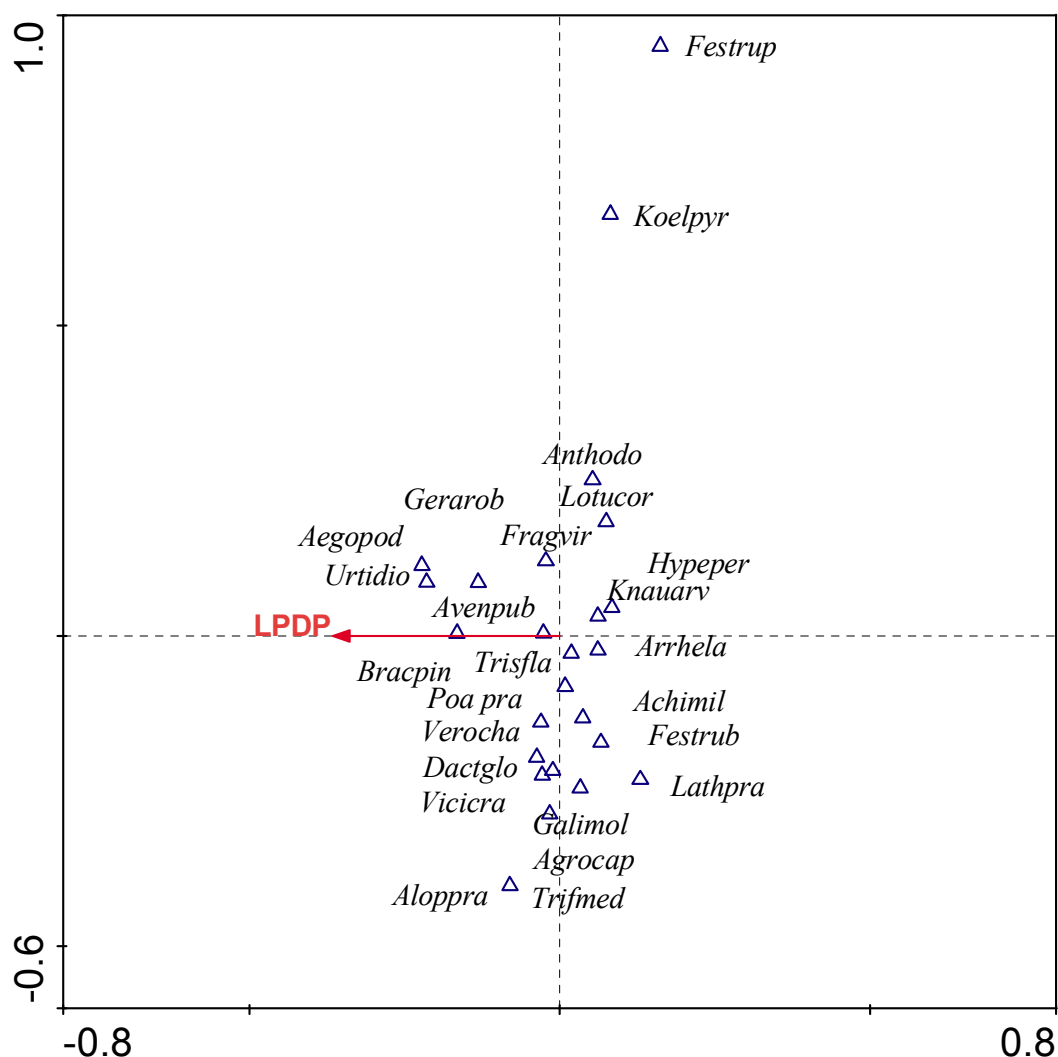


Obrázek 36. Regresní závislost počtu druhů v trojici na variačním koeficientu LPDPtroj.

### 3.9. Vliv lokální pokrývnosti dřevinného patra na složení bylinné vegetace

Podle CCA analýzy má lokální pokrývnost dřevinného patra ve snímku průkazný vliv na složení vegetace na úrovni uvnitř trojic. Složení bylinné vegetace se tedy mění již na úrovni několika metrů v závislosti na měnící se LPDP. Podle ekologických nároků bylinných druhů, zobrazených na grafu, lze vyvodit několik trendů. Na mozaiku míst, na úrovni metrů více, či méně pokrytých dřevinami, svým výskytem nejcitlivěji reaguje skupina nitrofilních druhů (*Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica* a *Geranium robertianum*). S ní asociuje druh *Brachypodium pinnatum*. Tyto byliny vykazují kladnou prostorovou afinitu ke dřevinám na malé škále. Mezi druhy, které vykazují opačnou reakci, patří vesměs luční a lemové druhy. Poněkud stranou od ostatních druhů v grafu leží *Festuca rupicola* a *Koeleria pyramidata*, které se na lokalitě vyskytují na mělkých, vysýchavých půdách. Pokud sledujeme na grafu nejvýraznější ekologický gradient, který zřejmě představuje vlhkost, nacházíme další druhy, citlivě, tedy na úrovni metrů, negativně reagujících na blízkost dřevin. Jde o *Anthoxanthum odoratum*, *Lotus corniculatus*, *Hypericum perforatum*, *Knautia arvensis*, *Arrhenatherum elatior*, *Achillea millefolium*, *Festuca rubra*, *Lathyrus pratensis*. Hlavní ekologický gradient rozpoznatelný na grafu, tedy pravděpodobně vlhkostní, nekoreluje s gradientem LPDP.

## Výsledky



Obrázek 37. Výsledek CCA analýzy vlivu lokální pokrývnosti dřevinného patra ve snímku na podobu bylinného patra na úrovni trojice, nezávisle na její kategorii LPDPtroj cat. Nezobrazeno 15% nejvýznamnějších druhů.

CCA proměnných prostředí na malé škále	LPDP
F hodnota	2.32
P hodnota	0.002
podíl vysvětlené variability	0.9%

Tabulka 26. Výsledek CCA analýzy vlivu LPDP na složení bylinného patra uvnitř trojic.

Podle CCA analýzy vlivu LPDP na podobu bylinného patra, provedené pro každou kategorii LPDPtroj cat, tedy pokrývnosti dřevinného patra v trojici, má LPDP ve snímku průkazný vliv pouze v kategorii řídkých a středně hustých dřevin.

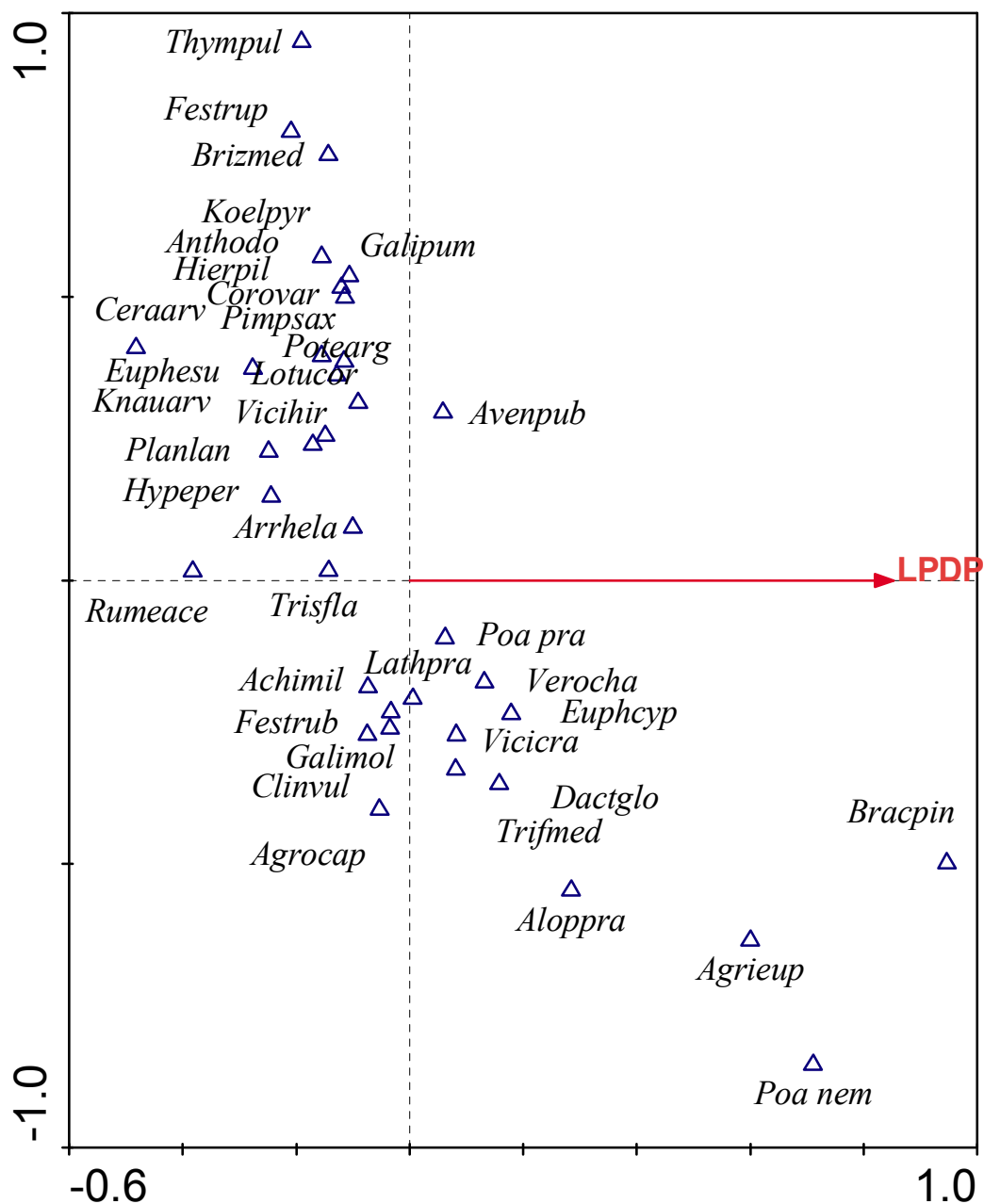
## Výsledky

kategorie	řídke dřeviny	středně husté dřeviny	husté dřeviny
LPDP vysvětluje	4%	3.7%	2.1%
F hodnota	3.854	2.439	1.403
P hodnota	0.002	0.004	0.094

Tabulka 27. Výsledek CCA analýzy. Vliv LPDP byl statisticky průkazný pouze v kategoriích řídkých a středně hustých dřevin.

V kategorii řídkých křovin lze na základě ekologie na grafu zobrazených druhů vysledovat dvě skupiny bylin. První, která obsahuje vesměs druhy suchých, až mezofilních luk. Tato skupina vykazuje negativní prostorovou afinitu ke křovinám a sleduje spíše vlhkostní gradient, od druhů suchých luk s mělkou půdou (*Thymus pulegioides*, *Koeleria pyramidata*, *Festuca rupicola*), až po druhy středně až mírně vlhkých luk (*Arrhenatherium elatior*, *Trisetum flavescens*). Další skupina, která však není od předchozí ostře oddělena, představuje druhy, které se na lokalitě chovají jako lemové. V rámci této skupiny je pak ekologický gradient více korelovaný s LPDP. Od druhů indiferentních k LPDP, které se často objevují ještě v kategorii středně hustých křovin (*Lathyrus pratensis*, *Galium mollugo*, *Festuca rubra*), až po druhy křovin (*Agrimonia eupatoria*, *Poa nemoralis*, *Brachypodium pinnatum*). Nitrofilní druhy jsou v kategorii řídkých křovin zastoupeny velmi sporadicky nebo chybí.

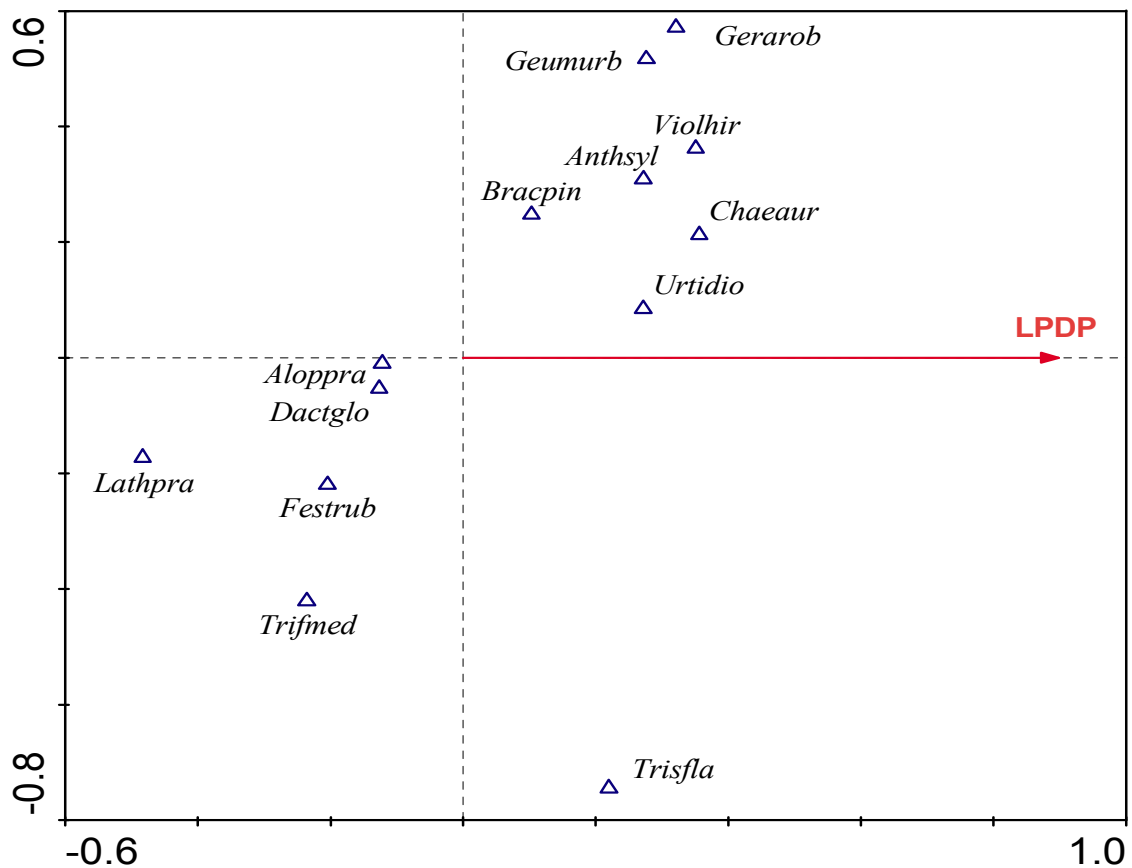
# Výsledky



Obrázek 38. Grafický výstup CCA analýzy vlivu LPDP na bylinné patro na malé škále v kategorii řídkých křovin. Nezobrazeno 15% nejvzácnějších druhů.

## Výsledky

Na grafu týkajícího se reakce bylinných druhů na lokální pokryvnost dřevinného patra na malé škále lze rozeznat dvě skupiny druhů. První, nacházející se na grafu vpravo nahoře tvoří nitrofilní druhy, opět doprovázené *Brachypodium pinnatum* a také druhem *Viola hirta*. Tato skupina jeví k dřevinám kladný prostorový vztah. Druhá skupina druhů, která má k dřevinám zápornou afinitu, obsahuje druhy (*Dactylis glomerata*, *Trifolium medium*, *Lathyrus pratensis*), které se na předchozím grafu chovají vzhledem k LPDP opačně. Je pravděpodobné, že tyto druhy mají na lokalitě své ekologické optimum ve fázi řídkých, roztroušených křovin. Není zobrazen grafický výstup CCA analýzy vlivu lokální pokryvnosti dřevinného patra na složení bylinného patra na malé škále v kategorii hustých křovin.

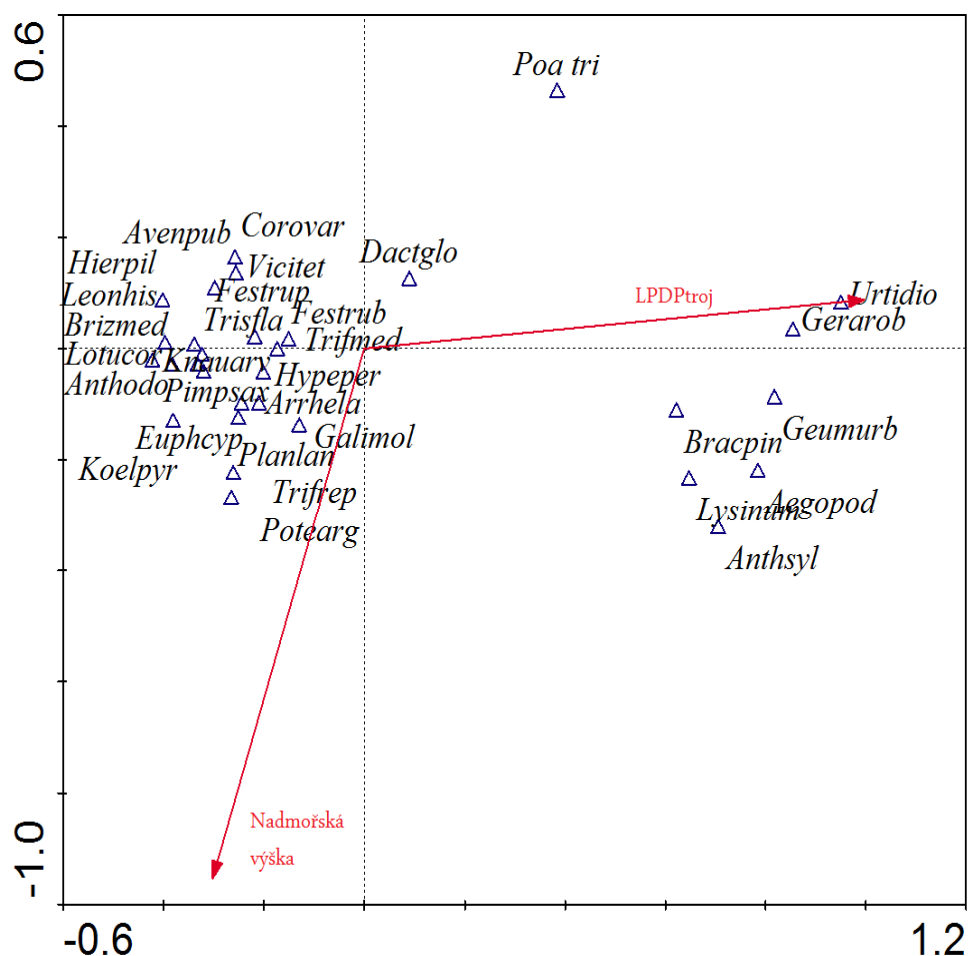


Obrázek 39. Výsledek CCA analýzy vlivu LPDP na bylinné patro na malé škále v kategorii středně hustých křovin. Nezobrazeno 5% nejvýznamnějších druhů a 3% druhů s nejslabší reakcí na gradienty prostředí.



### 3.10. Vliv proměnných prostředí na složení bylinného patra

Podle CCA analýzy na velké škále signifikantně ovlivňují složení bylinného patra dvě proměnné prostředí, a sice celková lokální pokryvnost dřevin v trojici a nadmořská výška. Jsou spolu slabě negativně korelovány. Jejich korelační koeficient je -0,198. Dobře rozlišené jsou skupiny druhů, které reagují svým výskytem na zarůstání pozitivně. Jde o skupinu nitrofilních druhů, doprovázenou druhem *Brachypodium pinnatum*. I v rámci této skupiny je patrný výškový gradient. Velká skupina světlomilných druhů reaguje na zarůstání negativně. *Dactylis glomerata* a *Poa trivialis* pak slabě pozitivně.



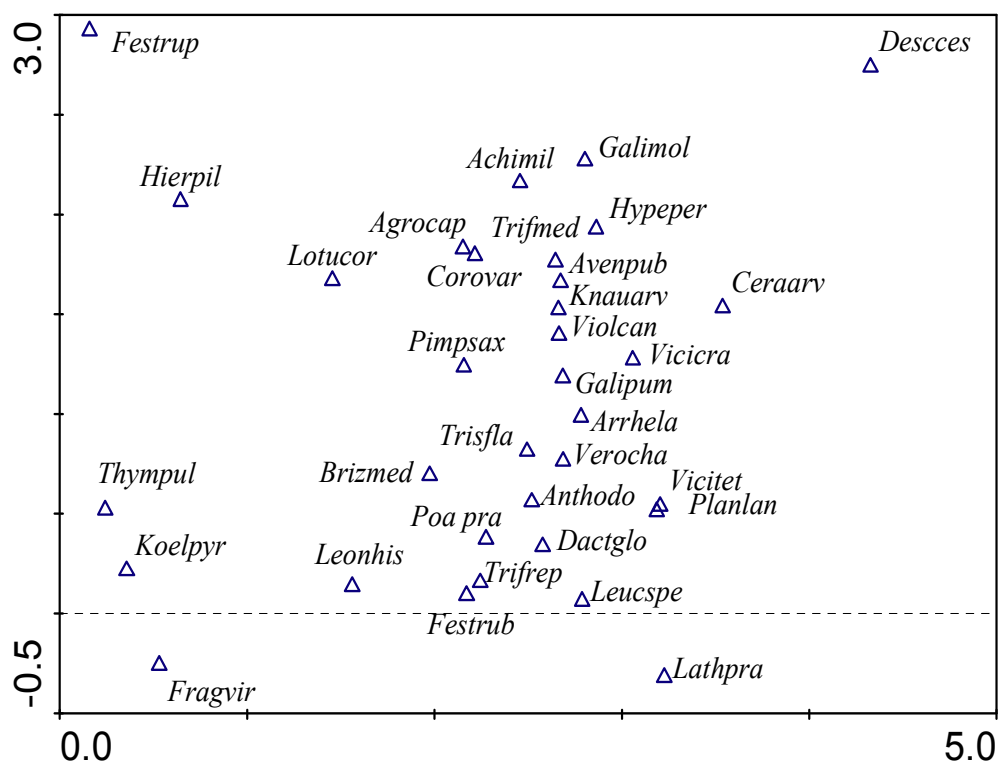
Obrázek 40. Grafický výstup CCA analýzy vlivu podmínek prostředí na podobu bylinné vegetace. Nezobrazeno 5% nejvzácnějších druhů. Species fit range 5%.

CCA proměnných prostředí na velké škále	LPDPtroj	Výška
F hodnota	31.829	12.622
P hodnota	0.002	0.007
podíl vysvětlené variability	7.5%	2.6%

Tabulka 28. Výsledek CCA.

### 3.11. Variabilita vegetace na velké škále v jednotlivých kategoriích pokrývnosti.

Graf na obrázku č. 41 představuje variabilitu bylinné vegetace trojic zcela spadajících do bezlesí. Je zde patrný výrazný vlhkostní trend, kdy ve středu grafu nalézáme druhy preferující středně vlhké trávníky, zatímco u levého okraje jsou suchomilné druhy. Není patrné, co značí gradient směřující z horního k dolnímu okraji grafu. Vyskytují se zde totiž vedle sebe druhy s poněkud odlišnými nároky na prostředí (kromě vlhkosti). Zajímavá je asociace na živiny náročného druhu *Dactylis glomerata* a druhu chudších luk *Anthoxanthum odoratum*.



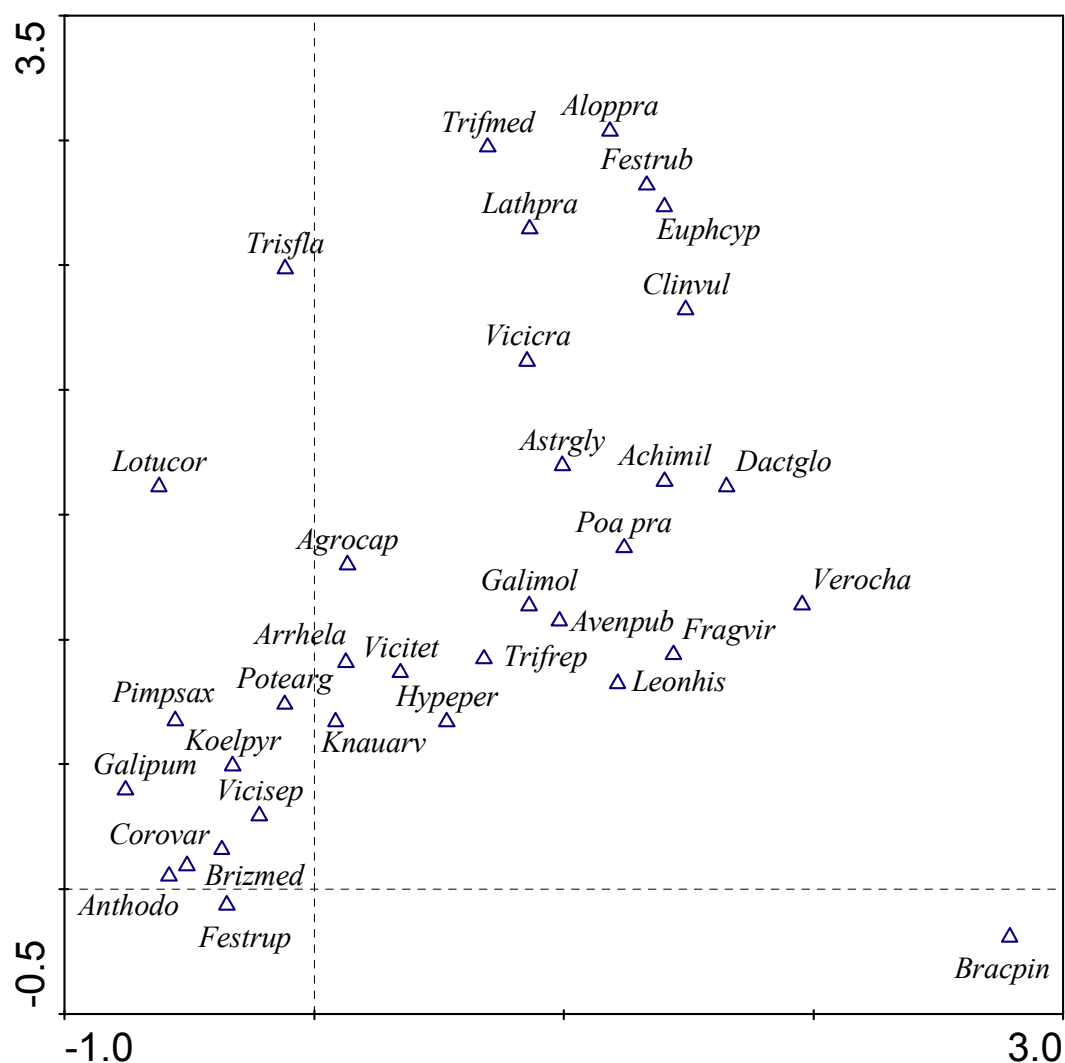
Obrázek 41. DCA analýza vegetace snímků trojic spadajících do kategorie bezlesí. Nezobrazeno 12% nejvýznamnějších druhů

celková variabilita vegetace	2.592
var. vegetace po odečtení všech tří kovariát	1.205

Tabulka 29. Výsledek DCA analýzy, variabilita vegetace bezlesí.

## Výsledky

Graf znázorňující variabilitu vegetace trojic ležících v řídkých křovinách zobrazuje *Brachypodium pinnatum* jako ekologicky celkem izolovaný druh, který leží mimo hlavní gradient, který svým výskytem sleduje naprostá většina druhů. Za povšimnutí stojí, že nitrofilní druhy v řídkých křovinách stále chybí, nebo jsou vzácné.



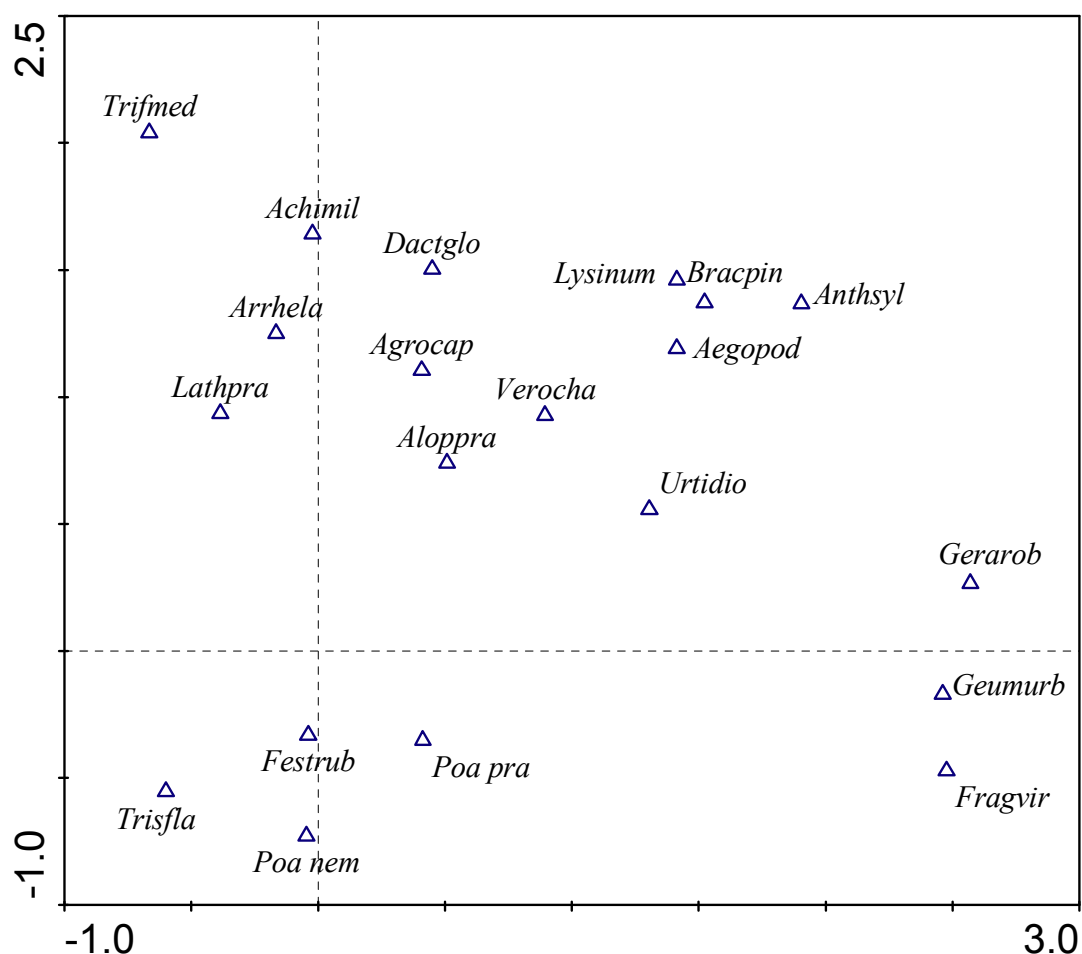
Obrázek 42. DCA analýza vegetace snímků trojic spadajících do kategorie řídkých křovin. Nezobrazeno 8% nejvzácnějších druhů.

celková variabilita vegetace	3.103
var. vegetace po odečtení všech tří kovariát	1.781

Tabulka 30. Výsledek DCA analýzy, variabilita vegetace řídkých křovin.

## Výsledky

Vegetace středně hustých křovin tvoří přechod od druhů středně vlhkých luk a lemů k nitrofilním druhům, které jsou na příslušném grafu vpravo. Již schází suchomilné bylinné druhy.



Obrázek 43. DCA analýza vegetace snímků trojic spadajících do kategorie středně hustých křovin.

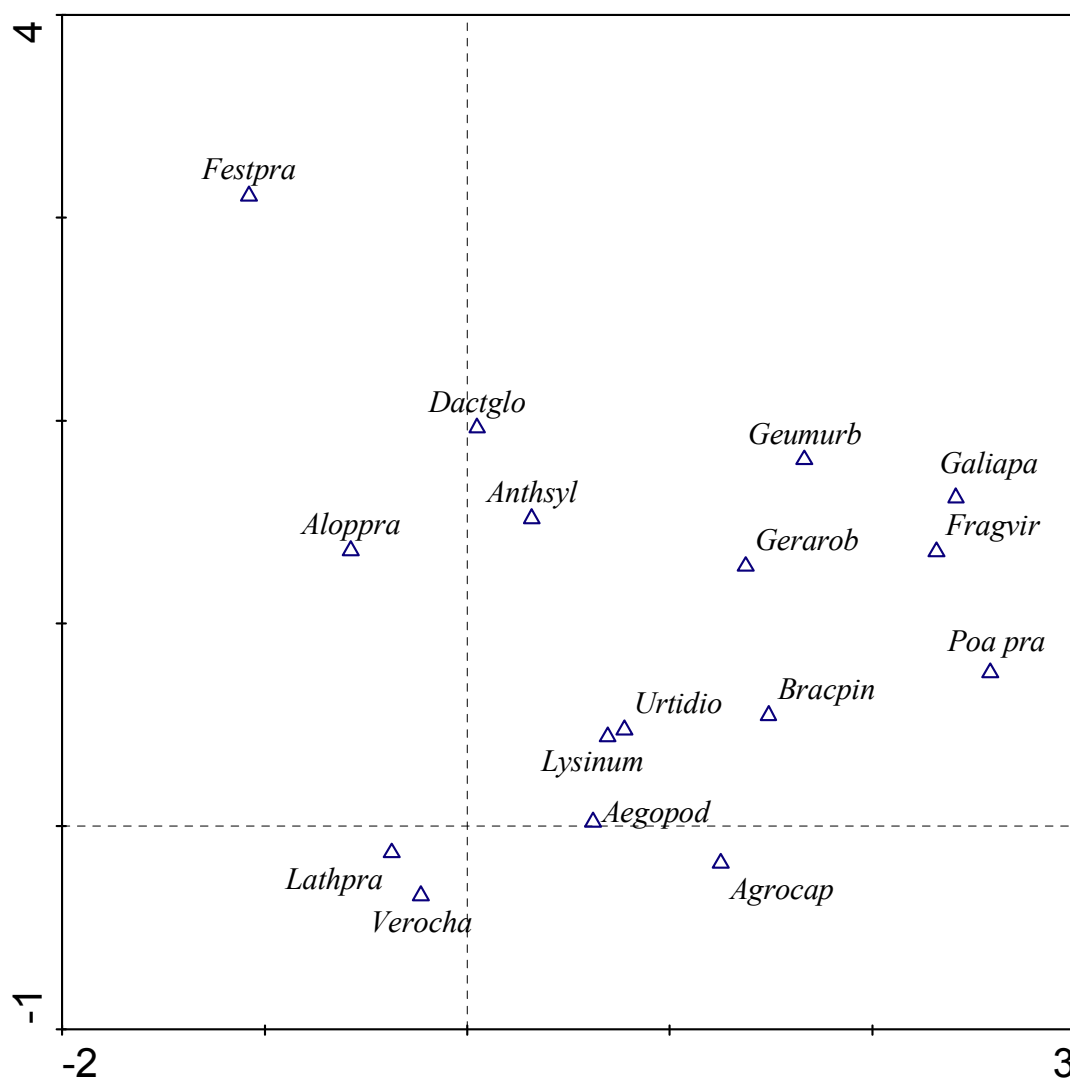
Nezobrazeno 5% nejvzácnějších druhů.

celková variabilita vegetace	3.331
var. vegetace po odečtení všech tří kovariát	1.43

Tabulka 31. Výsledek DCA analýzy, variabilita vegetace středně hustých křovin.

## Výsledky

V hustých křovinách podle grafu již dominují nitrofilní druhy. V levé části grafu stále nacházíme druhy vyskytující se i na bezlesí (*Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Lathyrus pratensis*).



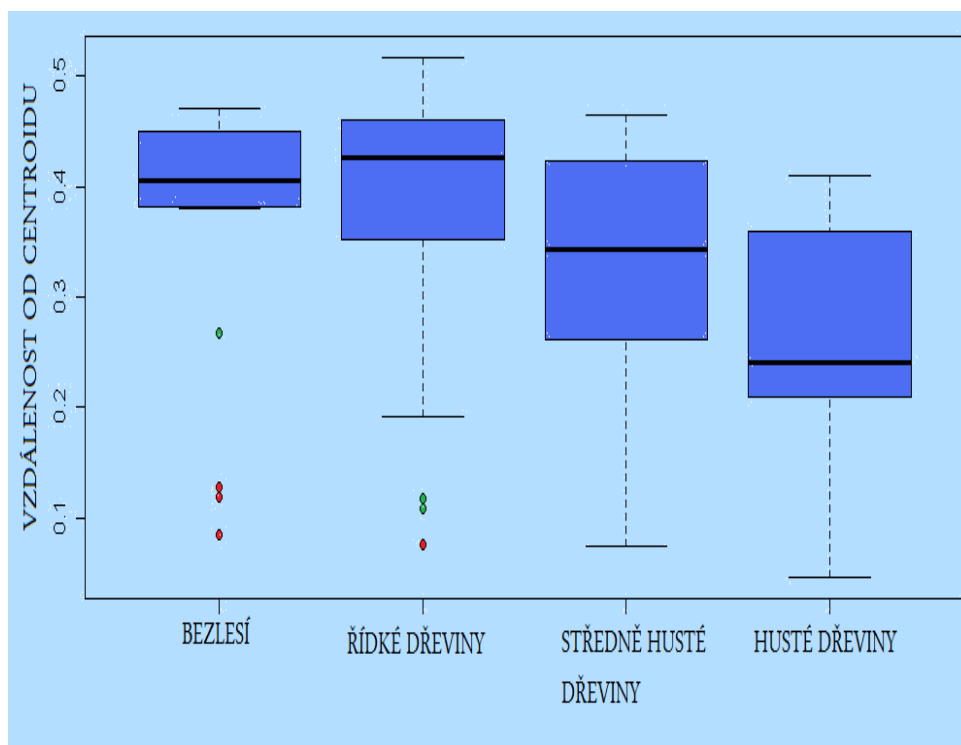
Obrázek 44. Grafický výstup DCA analýzy variability bylinné vegetace v hustých křovinách. Nezobrazeno 5% nejvzácnějších druhů.

celková variabilita vegetace	3.853
var. vegetace po odečtení všech tří kovariát	1.762

Tabulka 32. Výsledek DCA analýzy, variabilita vegetace hustých křovin.

### 3.12. Srovnání heterogenity bylinného patra mezi kategoriemi trojic podle lokální pokryvnosti dřevinného patra

Podle analýzy MAGD (*Multivariate Analysis of Group Dispersions*), se v míře heterogenity bylinné vegetace, při hladině  $\alpha$  rovné 0,01, od sebe vzájemně liší všechny testované kategorie LPDP trojic, kromě bezlesí a řídkých dřevin.



Obrázek 45. Srovnání krabicových diagramů statistickou vzdáleností bylinné vegetace trojic od centroidů v jednotlivých kategoriích.

kategorie	skupina	průkazně se liší od
bezlesí	A	B, C
řídké dřeviny	A	B, C
středně husté dřeviny	B	A, C
husté dřeviny	C	A, B

Tabulka 33. Výsledek analýzy MAGD.

## 4. Diskuse

### 4.1. Variabilita bylinné vegetace fytocenologických snímků na lokalitě

Variabilita bylinné vegetace v sebraných snímcích je přibližně z jedné poloviny tvořena rozdíly ve vegetaci mezi trojicemi, tedy na velké prostorové škále. Významnou část, 48,2 % celkové variability pak způsobují rozdíly ve snímcích uvnitř trojic, tedy na vzdálenostech nepřesahujících 5 metrů. Heterogenita bylinné vegetace na takto malé škále je tedy relativně vysoká. Prostorové trendy hrají ve vegetaci zkoumané plochy malou roli.

### 4.2. Vliv testovaných podmínek prostředí na bylinnou vegetaci

Ze všech testovaných proměnných prostředí mají průkazný vliv na druhové složení bylinného patra vliv pouze dvě. Kategorizovaná lokální pokryvnost dřevinného patra a nadmořská výška. Testované prostorové vztahy s historickými lesy a pastvinami nejsou průkazné. Brůna (2009) udává v průběhu času se zvyšující vliv nadmořské výšky na pravděpodobnost zarůstání stanoviště dřevinami, což souhlasí s negativní korelací nadmořské výšky a pokryvnosti dřevinného patra, zjištěnou v této práci.

Parametry bylinné vegetace na úrovni celých trojic, tedy počet druhů a  $\beta$  – diverzita bylinné vegetace, jsou z testovaných proměnných prostředí závislé pouze na kategorizované lokální pokryvnosti dřevinného patra.

Je pravděpodobné, že na lokalitě významně ovlivňuje bylinnou vegetaci ještě hloubka půdy, která podle terénních zkušeností ve zkoumané oblasti významně kolísá. Její měření v terénu by sice bylo technicky proveditelné, ale časově náročné, což by vedlo ke snížení počtu pořízených snímků. Z toho důvodu bylo od měření hloubky půdy upuštěno. Obdobně může mít na bylinnou vegetaci vliv množství dostupných živin v půdě. Ani tato proměnná nebyla z praktických důvodů v terénu měřena.

Vliv podmínek prostředí na míru lokální pokryvnosti dřevinného patra, je průkazný pouze u nadmořské výšky, která je negativně korelována s lokální pokryvností dřevinného patra, k čemuž dochází i Brůna (2009). Ten shledává obtížně predikovatelnou lokální pokryvnost porostů rodu *Crataegus*. Pravděpodobně z důvodu jeho zoochorního šíření.

Slabinou této práce oproti práce Brůny (2009), je menší, a méně komplexně zkoumané území v této diplomové práci (z důvodu převahy sběru terénních dat), a také zaměření způsobu sběru dat na LPDP jako stěžejní proměnnou prostředí.

### 4.3. Vliv lokální pokryvnosti dřevinného patra na bylinné patro na malé škále

Na úrovni jednotlivých snímků, tedy na plochách o velikosti  $1 \times 1 \text{ m}^2$  reagují oba testované parametry vegetace, tedy počet druhů a hodnota *evenness*, rozdílně. To souhlasí s předpoklady autorů některých novějších prací (Ma 2005; Wilsey, Stirling 2006), že tyto parametry nemusí být spolu vždy korelovány a reagovat na proměnné prostředí shodně. Zatímco se zvyšující se pokryvností dřevinného patra počet druhů na  $1 \text{ m}^2$  kontinuálně klesá, hodnota vyváženosti abundancí jednotlivých bylinných druhů (*evenness*) je mírně snížena ve fázi středně hustých dřevin, ve fázi hustých dřevin opět roste.

To může být způsobeno tím, že na otevřených stanovištích je výrazná dominance jednoho nebo několika málo bylinných druhů výjimečná, většinou je přítomno více vertikálně rozdílně vrstvených subdominant. Naproti tomu podrost středně hustých křovin je obvykle vertikálně málo členěný a častá je výrazná dominance jednoho, nebo dvou druhů. V nejhustších křovinách je již podrost velmi řídký s několika málo druhy s nízkými hodnotami pokryvnosti, čili s vysokou *evenness*. Takovýto mechanismus snížení hodnoty *evenness* uprostřed gradientu prostředí vzhledem k jeho koncům předpokládá Ma (2005)

Lineární pokles počtu druhů se zvyšující se pokryvností dřevinného patra na úrovni jednoho  $\text{m}^2$  souhlasí s výsledky většiny prací, zabývajících se zarůstáním polopřirozených trávníků střední a severní Evropy dřevinami (Rejmánek, Rosén (1992); Einarsson a Míhlberg (1999); Škorník et al (2008)). Pozitivní korelace mezi  $\alpha$  – diverzitou bylinného patra a lokální pokryvností dřevinného patra na velmi malé škále jednoho  $\text{m}^2$  je pozorována pouze v aridních oblastech (Scholes, Archer 1997).

Výsledky analýz nesouhlasí s tvrzením Wilseye a Stirlinga (2007), že, v případě polopřirozených trávníků, vyváženost abundancí (*evenness*) reaguje na lokální podmínky



prostředí citlivěji než pouhý počet druhů, který závisí více na faktorech, uplatňujících se na krajině škále, jako migraci, velikosti species pool, a podobných. Tento jev může být patrný až na velkých prostorových škálách. Výsledky uvedené v této diplomové práci naznačují opak, tedy, že počet druhů závisí na lokálních podmínkách prostředí více, než vyváženost abundancí.

### 4.4. Vliv lokální pokryvnosti dřevinného patra na $\beta$ – diverzitu bylinného patra

Lokální variabilita pokryvnosti dřevin, která vede k variabilitě podmínek prostředí v podrostu, je přímo úměrná heterogenitě bylinného patra na stanovišti, a také počtu druhů na stanovišti. Dostupné práce (Rejmánek, Rosén (1992); Pihlgren, Lennartsson (2008); Einarsson a Mihlberg (1999)) se na tomto trendu obecně shodují. Hodnoty variačního koeficientu lokální pokryvnosti dřevinného patra jsou podle analýz v této diplomové práci nejvyšší v kategorii řídkých křovin a se zvyšující se pokryvností dřevinného patra dále rapidně klesá. To souhlasí s předpokladem Thompsona (1986) i Prach (1981), že během počátečních fází lokální expanze dřevin roste variabilita podmínek prostředí, a tedy i variabilita bylinné vegetace, v určité fázi tento jev kulminuje, a konečně ve stadiu středně hustých, až hustých křovin, se začínají rozdíly v podmínkách prostředí v prostoru na malé škále stírat, čímž se stává stále více homogenní i bylinná vegetace.

Přítomnost řídkých křovin na lokalitě tedy vede k signifikantnímu zvýšení heterogenity, tedy  $\beta$  – diverzity, bylinného patra, uvnitř trojic fytocenologických snímků, které představují mikrotransekt s gradientem pokryvnosti dřevin. Znamená to, že bylinná vegetace může reagovat na změny v lokální pokryvnosti dřevinného patra již na úrovni několika málo metrů. Heterogenita bezlesí i středně hustých a hustých křovin je průkazně nižší.

Podle výsledků analýzy variance není průkazný rozdíl v počtu bylinných druhů přítomných v trojicích spadajících do kategorie bezlesí a řídkých dřevin. Na úrovni jednotlivých snímků už dochází při nízké pokryvnosti dřevinného patra k průkaznému poklesu počtu bylinných druhů. Efekt zvýšení variability podmínek prostředí dřevinami tedy na lokalitě vede k určitému zpoždění poklesu počtu druhů se zvyšující se LPDP na

## Diskuse

úrovni trojice oproti úrovni jednoho snímku. Vzrůst  $\beta$  – diverzity bylinného patra v trojici tedy kompenzuje pokles  $\alpha$  – diverzity bylinné vegetace ve snímcích. Kompenzace snížení  $\alpha$  – diverzity na mikrostanovištích zvýšením  $\beta$  – diverzity je tedy patrná již na úrovni několika málo metrů.

Je pravděpodobné, že vlastnosti dřeviny, která invaduje travinné společenstvo, jako například její velikost, nebo intenzita zastínění podrostu, způsobená jejím zápojem, určuje velikost prostorové škály, na které se jev snížení  $\alpha$  – diverzity a současného zvýšení  $\beta$  – diverzity projeví. Současně mají zřejmě vlastnosti konkrétního dřevinného druhu a vlastnosti jeho šíření a růstu vliv na hodnotu abundance této dřeviny, kdy je  $\beta$  – diverzita bylinného patra nejvyšší. To zcela souhlasí se závěry Rejmánka a Roséna (1992) i práce (Williams, Hobbs & Hamburg 1987).

Pokud srovnáme výsledky této diplomové práce s prací Rejmánka a Roséna (1992), zjišťujeme, že se porosty rodu *Crataegus*, co se týká jejich dopadu na bylinnou vegetaci v opuštěné krajině Doupovských hor, podobá spíše vlivu druhu *Juniperus communis* na parametry vegetace alvarů. Efekt kompenzace poklesu  $\alpha$  – diverzity vzrůstem  $\beta$  – diverzity v souvislosti s výskytem řídkého porostu *Juniperus communis*, nastává již na relativně malé prostorové škále 10 m<sup>2</sup>.

Variabilita složení bylinného patra vztahující se k lokální pokryvnosti dřevinného patra je nejvyšší v kategorii řídkých a středně hustých křovin. V hustých křovinách již není vliv pokryvnosti dřevin na složení bylinné vegetace signifikantní. Důvodem může být malá variabilita lokální pokryvnosti dřevin v hustých křovinách.

Vliv lokální expanze dřevin na počet druhů na malém měřítku může být způsoben i prostorovou preferencí jedinců dřevin, jak naznačuje Rejmánek a Rosén (1992). Růst dřevin může být zpomalen na sušších místech s mělkou půdou, která typicky hostí více bylinných druhů, než vlhčí a úživnější stanoviště. Tento efekt při studiu dlouhodobé sukcese nelze úplně odstranit (Williams, Hobbs & Hamburg 1987). Ve fytocenologických snímcích sebraných pro tuto diplomovou práci však mají testované podmínky prostředí jiné, než pokryvnost dřevin pouze okrajový vliv.

Nalezl jsem pouze jedinou práci, zabývající se vlivem pokryvnosti dřevin na bylinnou vegetaci v různých prostorových škálách (Rejmánek, Rosén 1992). Moje práce

nahlíží na tento vliv pomocí dvou velikostí pozorovacího okna, a to jednoho m<sup>2</sup>, a řádově několika desítek m<sup>2</sup>. Tento rozdíl je dostatečný k projevení efektu kompenzace snížené  $\alpha$  – diverzity zvýšenou  $\beta$  – diverzitou bylinného patra, v případě zvyšující se pokryvnosti dřevinného patra.

Během expanze dřevin do krajiny původně stepního charakteru mají na bylinné patro vliv dva klíčové procesy. Na malé prostorové škále dochází ke kontinuální změně složení bylinných druhů. Na velké prostorové škále nejprve vzrůstá a později klesá variabilita mikroklimatických, edafických, světelných, a dalších podmínek prostředí, což vede ke vzniku a posléze k zániku mozaiky v bylinném patře. Intenzita a prostorový rozsah obou těchto procesů se projevuje v dopadu expanze dřevin na složení a další vlastnosti bylinného patra

### 4.5. Budoucí vývoj bylinné vegetace na lokalitě

Na základě výsledků této práce a diplomové práce Brůny (2009) je možné odhadnout budoucí vývoj bylinné vegetace na lokalitě. Podle Brůny (2009) je rychlost zarůstání současného bezlesí taková, že k jeho úplnému vymizení dojde přibližně v roce 2019. Přiznává však vliv neidentifikovaných procesů, které existenci bezlesí prodlouží.

Protože světlomilné druhy bylin jsou schopné přežívat i na stanovištích s řídkým porostem dřevin, dojde k extinkci většiny světlomilných bylinných druhů v krajině s určitým zpožděním. Podle výsledků mnohorozměrných analýz se světlomilné, luční druhy bylin vyskytují na místech bezlesí, i místech s nízkou lokální pokryvností dřevinného patra. Druhy mělkých půd, jako například *Scleranthus perrenis*, *Anthenaria dioica*, *Sedum acre* a další, které se v řídkých křovinách již nevyskytují, rostou na stanovištích, která pravděpodobně dlouho odolají expanzi dřevin.

Stádium středně hustých dřevin ještě stále hostí převážně luční druhy (*Alopecurus pratensis*, *Festuca Rubra*, *Dactylis glomerata*), mezi kterými se vyskytují druhy lesních lemů a křovin (*Trifolium medium*, *Agrostis capilaris*, *Veronica chamaedris*). Ještě dlouhou dobu po expanzi dřevin si podrost zachovává luční charakter, s převahou travin.

Konečně v hustém, plně zapojeném porostu křovin, přežívají poslední druhy travin (*Brachypodium pinnatum*, *Poa pratensis*, *Agrostis capilaris*), které však již nejsou

## Diskuse

dominantní, častěji jde ale o nitrofilní společenstva svazu *Aegopodion podagrariae* s (*Urtica dioica*, *Aegopodium podagraria*, *Geranium robertianum*). V hustých křovinách se také objevuje *Anthriscus sylvestris*.

V případě studované lokality je průkazný vznik mozaiky v bylinném patře během zvyšování pokryvnosti dřevin na úrovni zvoleného pozorovacího okna, tedy několika metrů. Tento efekt mozaiky je zde dostatečně silný, aby zabránil klesání počtu bylinných druhů během počátečních fází expanze. Ve fázi mizení mozaiky, čili snižování  $\beta$  – diverzity bylinného patra se k tomuto procesu přidává efekt lineárního snižování  $\alpha$  – diverzity bylin během zvyšující se pokryvnosti dřevin. Výsledkem je zrychlený pokles počtu druhů ve fázi středně hustých křovin.

## 5. Závěr

### **1.) Jaká je variabilita bylinné vegetace na lokalitě na velké a na malé prostorové škále, co plyne z jejich porovnání?**

Variabilita bylinné vegetace na velké prostorové škále tvoří 51,8% a na malé škále 48,2 % celkové variability bylinné vegetace na stanovišti. Prostorově orientované gradienty na lokalitě mají jen slabý vliv (3,1%). Srovnatelná variabilita bylinné vegetace na malé a velké škále spolu s nízkým vlivem prostorových gradientů potvrzuje vhodnost vybrané lokality ke zkoumání vlivu pokryvnosti dřevin na bylinné patro.

### **2.) Jaké jsou vztahy mezi parametry diverzity ve zkoumané vegetaci, a co z těchto vztahů vyplývá?**

Byla zjištěna pozitivní korelace mezi počtem druhů ve fytocenologických snímcích a mírou vyváženosti abundancí přítomných druhů. Rozptyl hodnot vyváženosti se vrůstajícím počtem druhů klesá, to znamená, že v druhově bohatých stanovištích jsou pokryvnosti jednotlivých bylinných druhů vyrovnané a není patrná tendence jednoho, nebo několika málo druhů ve vegetaci dominovat. Naproti tomu v druhově chudých společenstvech nacházíme často společenstva bez výraznějších dominant, ale také ta, kterým jeden, nebo několik druhů dominuje. Slabě průkazný je jev snížení míry *evenness* ve fázi středně hustých křovin a její vzrůst ve fázi hustých křovin.

### **3.) Které z proměnných prostředí mají vliv na bylinnou vegetaci na lokalitě?**

Výrazný vliv na složení i parametry bylinné vegetace v jednotlivých snímcích i na úrovni celých trojic má lokální pokryvnost dřevinného patra. Z ostatních proměnných prostředí měla signifikantní vliv na složení bylinné vegetace nadmořská výška stanoviště, která však vysvětluje pouze 2,6% variability vegetace. Kategorizovaná lokální pokryvnost dřevinného patra vysvětluje 7,5% variability

vegetace. Mezi těmito proměnnými je slabá negativní korelace. Korelační koeficient je -0,198. Je pravděpodobné, že značný vliv na vegetaci má hloubka půdy a obsah živin v ní. Tyto veličiny však nebyly měřeny.

#### **4.) Mění se složení a parametry diverzity bylinné vegetace v závislosti na lokální pokryvnosti dřevinného patra na malé škále, případně jak?**

Změny v pokryvnosti dřevinného patra na úrovni několika metrů mají na složení a diverzitu bylinné vegetace průkazný vliv jen v kategoriích řídkých a středně hustých křovin. Zde pokryvnost dřevin na malé škále vysvětluje 4%, resp. 3,7% z celkové variability. Na stanovištích s hustým porostem keřů především rodu *Crataegus* je pravděpodobně variabilita v lokální pokryvnosti dřevinného patra patrná na větších prostorových škálách. Znamená to tedy vznik mozaiky bylinného patra způsobené rozdíly v pokryvnosti dřevinného patra, během expanze dřevin, a postupem času pravděpodobné zvětšování prostorového zrna této mozaiky, až její zánik na lokální úrovni.

$\alpha$  diverzita jednotlivých snímků monotónně klesá se vzrůstající pokryvností dřevin, zatímco hodnota evenness průkazně mírně klesá ve středních hodnotách pokryvnosti dřevin.

#### **5.) Jak ovlivňuje lokální pokryvnost dřevinného patra bylinnou vegetaci na velké prostorové škále?**

V případě expanze křovinatých porostů s převahou rodu *Crataegus* na lokalitě Doupovských hor je snížení  $\alpha$  – diverzity na lokální úrovni do určité míry kompenzováno vzrůstem heterogenity bylinné vegetace. Tento efekt je patrný již na úrovni několika metrů. Je tedy možné, že během raných fází expanze dřevin v krajině, bude počet druhů stabilní, pravděpodobněji však bude stoupat. Mozaika míst s větší či menší pokryvností dřevin umožňuje totiž koexistenci světlomilných bylin bezlesí, druhů lesních lemů a křovin i stínomilných bylinných druhů na relativně malém prostoru, v případě výzkumné lokality, i na úrovni několika metrů.

## 6. Reference

### 6.1 Použitá literatura

**Amundson RG, Ali AR, Belsky AJ. (1995).** Stomatal responsiveness to changing light intensity increases rain-use efficiency of below-crown vegetation in tropical savannas. *J. Arid. Environ.* 29:139–53

**Anderson M., et al (2006):** Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9: 683–693

**Alatalo, R.V., (1981).** Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37, 199–204.

**Barth RC, Klemmedson JO. (1978).** Shrubinduced spatial patterns of dry matter, nitrogen, and organic carbon. *Soils Sci. Soc. Am. J.* 42:804–9

**Barth RC. (1980).** Influence of pinyon pine trees on soil chemical and physical properties. *Soils Sci. Soc. Am. J.* 44:112–114

**Bell G (2003)** The interpretation of biological surveys. *Proc R Soc Lond* 270:2531–2542

**de Bello, F., Lepš , J., Sebastia, M.T., (2006).** Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography* 29, 801–810.

**Belsky AJ, Mwonga SM, Amundson RG, Duxbury JM, Ali AR. (1993).** Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high- and lowrainfall savannas. *J. Appl. Ecol.* 30:143–55

**Belsky AJ. (1994).** Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75:922–32

**Bernhard-Reversat F. (1982).** Biogeochemical cycle of nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos* 38:321–32

**Bernhard-Reversat F. (1988).** Soil nitrogen mineralization under a *Eucalyptus* plantation and a natural *Acacia* forest in Senegal. *For. Ecol. Manage.* 23:233–44

**Brůna, J. (2009).** Modelování změn krajinného pokryvu v opuštěné krajině s využitím série leteckých snímků. Diplomová práce depon. in *Knihovna katedry botaniky PŘF UK, Praha.*

**Bruun, H.H., (2000).** Patterns of species richness in dry grassland patches in an agricultural landscape. *Ecography* 23, 641–650.

## Reference

- Callaway RM. (1995).** Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61:306–49
- Campbell BM, Frost P, King JA, Mawanza M, Mhlanga L. (1994).** The influence of trees on soil fertility on two contrasting semi-arid soil types at Matopos. *Ecography* 25, 129 - 145
- Dawson TE. (1993).** Hydraulic lift and water use by plants—implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95:565–74
- Dye KL, Ueckert DN, Whisenant SG. (1995).** Redberry juniper-herbaceous understory interactions. *J. Range Manage.* 48:100–7
- Facelli J., Temby A., (2002).** Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecology* 27: 422-432
- Fahrig, L., (1992).** Relative importance of spatial and tempoval scales in a patchy environment. *Theor. Pop. Biol.* 41, 300–314.
- Fahrig, L., (1997).** Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *J. Wildl. Manage.* 61, 603–610.
- Gustavsson, E., Lennartsson, T., Emanuelsson, M., (2007).** Land use more than 200 years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape. *Biological Conservation* 138, 47–59.
- Fahrig, L. (2003):** Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:487–515
- Hanski, I., (1999).** Metapopulation Ecology. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Haworth K, McPherson GR. (1995).** Effects of *Quercus emoryi* trees on precipitation distribution and microclimate in a semiarid savanna. *J. Arid. Environ.* 31:153–70
- Helm, A., Hanski, I., Paärtel, M., (2006).** Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* 9, 72–77.
- Hill, M., (1973).** Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54, 427–432.
- Huhta, A. (1996):** Vegetation changes in semi-natural meadows after abandonment in coastal northern Finland. *Nordic J. Bot.* 16: 457-472
- Johansson, L.J., Hall, K., Prentice, H.C., Ihse, M., Reitalu, T., Sykes, M.T., Kindström, M., (2008).** Semi-natural grassland continuity, long-term land-use change and plant species richness in an agricultural landscape on Öland, Sweden. *Landscape and Urban Planning* 84, 200–211.



## Reference

- Jonsson, L., Person, S. Emanuelsson, U. (1991):** Vegetation changes before and after restoration in the wooded meadows of Ire, Blekinge, Sweden. *Svensk Bot. Tidskr.* 85: 417-442
- Keymer, J.E., Marquet, P.A., Velasco-Hernández, J.X., (2000).** Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes. *Am. Nat.* 156, 478–494.
- Knoop WT, Walker BH. (1985).** Interactions of woody and herbaceous vegetation in southern African savanna. *J. Ecol.* 73:235–53
- Ko LJ, Reich PB. (1993).** Oak tree effects on soil and herbaceous vegetation in savannas and pastures in Wisconsin. *Am. Midl. Nat.* 130:31–42
- Kollmann J., Reiner S. (1996) :** Light demands of shrub seedlings and their establishment within scrublands. *Flora* 191:191-200
- Kotiluoto, R. (1998):** vegetation changes in restored seminatural meadows in the Turku Archipelago of SW Finland. – *plant Ecol.* 136: 53 – 67
- Kuiters, A.T., Slim, P.A. (2003):** Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse-grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration *Forest Ecology and Management* 181 239–251
- Kuussaari et al (2009):** Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in ecology and function* 24:564-571
- Ma, M., (2005).** Species richness vs evenness: independent relationship and different responses to edaphic factors. *Oikos* 111, 192–198.
- Magurran, A.E., (2004).** Measuring Biological Diversity. *Blackwell Publishing, Oxford.*
- Manier, D.J., Hobbs, N.T., (2006).** Large herbivores influence the composition and diversity of shrub-steppe communities in the Rocky Mountains, USA. *Oecologia* 146, 641–651.
- Martin SC, Morton HL. (1993).** Mesquite control increases grass density and reduces soil loss in southern Arizona. *J. Range Manage.* 46:170–75
- Mattingly, W.B., Hewlate, R., Reynolds, H.L., (2007).** Species evenness and invasion resistance of experimental grassland communities. *Oikos* 116, 1164–1170.
- McClaran MP, Bartolome JW. (1989).** Effect of *Quercus douglasii* (Fagaceae) on herbaceous understory along a rainfall gradient. *Madrono* 36:141–53
- Mordelet P, Menaut J-C. (1995).** Influence of trees on above-ground production dynamics of grasses in a humid savanna. *J. Veg. Sci.* 6:223–28

## Reference

- Moro et al (1997).** Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional ecology*, 11:4, 425 – 434
- Myers, N., Knoll, A.H., (2001).** The biotic crisis and the future of evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98, 5389–5392.
- Osbornová, J., Kovářová, M., Lepš, J., Prach, K. (1990)** Succession in Abandoned fields: Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia. *Kluwer Academic Publisher, Dordrecht/Boston/London (Printed in the Netherlands).*
- Öster, M., Cousins, S.A.O., Eriksson, O., (2007).** Size and heterogeneity rather than landscape context determine plant species richness in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 18, 859–868.
- Padien DJ, Lajtha K. (1992)** Plant spatial pattern and nutrient distribution in pinyon-juniperwoodlands along an elevational gradient in northern New Mexico. *Int. J. Plant Sci.* 153:425–33
- Prach, K. (1981).** Selected characteristics of shrubby successional stages of abandoned fields in Bohemian Karst. *Preslia* 53: 159-169.
- Reitalu et al (2009)** Small-scale plant species richness and evenness in semi-natural grasslands respond differently to habitat fragmentation. *Biological conservation* 142:899–908.
- Rejmánek, M., Rosén, E. (1992):** Influence of colonizing shrubs on species-area relationships in alvar plant communities. *Journal of Vegetation Science* 3: 625-630
- Rook A.J., Dumont B., Isselstein J., Osoro K., Walisdevries M.F., Parente G. and Mills J. (2004)** Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – a review. *Biological Conservation*, 119, 137–150.
- Scholes RJ. (1990).** The influence of soil fertility on the ecology of African savannas. *J. Biogeog.* 17:417–19
- Scholes, R., Archer S. (1997),** Tree-grass interactions in savannas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1997. 28:517–44
- Skarpe C. (1992).** Dynamics of savanna ecosystems. *J. Veg. Sci.* 3:293–300
- Soderstrom B. et al (2001)** Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1839–1863.
- Stirling, G., Wilsey, B., (2001).** Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity. *American Naturalist* 158, 286–299.

## Reference

- Szabo, R., Prach, K. (2009):** Old-field succession related to soil nitrogen and moisture, and the importance of plant species trans. *Community ecology* 10, 65-73
- Thompson, K. (1986).** Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *J. Ecol.* 74: 733-738.
- Thurow TL, Blackburn WH, Taylor CAJ. (1987).** Rainfall interception losses by midgrass, shortgrass, and live oak mottes. *J. Range Manage.* 40:455–60
- Virginia RA. (1986).** Soil development under legume tree canopies. *For. Ecol. Manage.* 16:69–79
- Vojta, J., Kopecký, M. (2006)** Vegetace sekundárních lesů a křovin Doupovských hor. *Zprávy ČBS* 41, 209-225.
- Vojta J, Kopecký M, Drhovská L (2007)** Diverzita rostlin v křovinaté krajině vojenského újezdu Hradiště. In: *Petříček P. et Kuchařová P (eds.): Ochrana přírody a krajiny ve vojenských újezdech, sborník z konference, Libavá 3.-4.května 2006, Praha, 187-194.*
- Weiher E, Keddy PA (1999)** Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients. *Oikos* 87:355–361
- Williams, K., Hobbs, R. J. & Hamburg, S. P. (1987).** Invasion of an annual grassland in Northern California by *Baccharis pilularis* ssp. *consanguinea*. *Oecologia* (Berl.) 72: 461-465.
- Wilsey BJ, Chalcraft DR, Bowles CM, Willig MR (2005)** Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology* 86:1178–1184
- Wilsey, B., Stirling, G., (2007).** Species richness and evenness respond in a different manner to propagule density in developing prairie microcosm communities. *Plant Ecology* 190,259–273.
- Wilson, J.W. & Agnew, O.D.Q. (1992).** Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research* 20, 265–336.

## 6.2 Použitý software

ArcGIS 9.3 ESRI (2008)

Canoco for Windows 4.5 (Braak, Šmilauer 2002)

CanoDraw for Windows 4.0 (Šmilauer 2002)

Gap Light Analyser 2.0 (Frazer et al 1999)

Juice 7.0 (Tichý 2008)

NCSS 2007 07.1.14 (Hintze 2009)

R 2.10.1 (2009)

Turboveg for Windows 2.07a (Henekens 2004)